Die Entwickelung der menschlichen und thierischer Physiognomien.

Von

Wilhelm His.

Separat-Abzug aus

Archiv für Anatomie und Physiologie.

Anatomische Abtheilung.

1892.

Die Entwickelung
chlichen und thierischer Physiognomien.

Von

Wilhelm His.

Separat-Abzug aus

rchiv für Anatomie und Physiologie.

Anatomische Abtheilung.

1892.





Die Entwickelung der menschlichen und thierischer Physiognomien.

Eine Skizze
von
Wilhelm His.

Einleitung.

Vom Jahresvorstand der schweizerischen naturforschenden Gesellschaft Hrn. Prof. E. Hagenbach-Bischoff, war ich vor einiger Zeit eingeladen worden, in einer der allgemeinen Sitzungen der diesjährigen Jahresverr sammlung in Basel einen Vortrag mit Projection embryologischer Bilde- zu halten. Die vorzüglichen Einrichtungen von Hrn. Hagenbach im Basler Bernoullianum machten die Einladung zu einer sehr verlockenden, und als Thema wählte ich den in obiger Ueberschrift bezeichneten Gegenstand. Derselbe bot zur Vorführung verschiedenartiger Projectionsbilder reichliche Gelegenheit, und er war mir überdies durch meine diesjährigen Arbeiten über Gehirnmorphologie nahe gerückt worden.

Der Kopf und seine Geschichte sind von den vergleichenden Anatomen und den Embryologen seit langen Jahrzehnten so eingehend durchgearbeitet worden, dass ich im Nachfolgenden fast ausschliesslich an Bekanntes anzuknüpfen habe. Die von mir gewählte Betrachtungsweise weicht indessen von der Herkömmlichen insofern ab, als sie auf die frühesten Stufen der Kopfbildung zurückgreift und, vom Detail der Skelettentwickelung absehend, die Grundbedingungen der physiognomischen Gestaltung hervorzuheben sucht. Von dem wirklich gehaltenen Vortrag habe ich hier die einleitenden Bemerkungen über die Unterscheidung von Gehirn- und Gesichtsschädel weggelassen, und ich führe dafür die sachlichen Darstellungen etwas weiter aus, als dies, der Zeit und des Ortes halber, im mündlichen Vortrage hatte geschehen können.

Der embryologische Begriff des Schädels.

Den Begriff des Schädels fasse ich in der nachfolgenden Darstellung in seinem weiteren Sinn, und ich verstehe darunter das gesammte Kopfgerüst, mag es aus festen Geweben oder aus Weichtheilen aufgebaut sein. Das Knorpel- und das Knochenskelett, sowie die Muskelmassen und die Nerven sind secundär auftretende Bestandtheile des embryonalen Schädels. Von Anfang ab haben wir es, abgesehen von einigen unbedeutenden Muskelanlagen, am Vorderkopf nur mit dem Gehirn, den beiden Augenblasen, dem Ende des Vorderdarms und der Epidermis zu thun, von welch letzterer sich in der Folge die Riechgruben abgrenzen. Am Hinterkopf kommen hierzu noch die Ohranlagen und das Herz. Diese Theile bestimmen die erste Grundform des Kopfes. Ihre jeweilige Gestalt und gegenseitige Lagerung ist maassgebend für den Gang der nachfolgenden Umbildung.

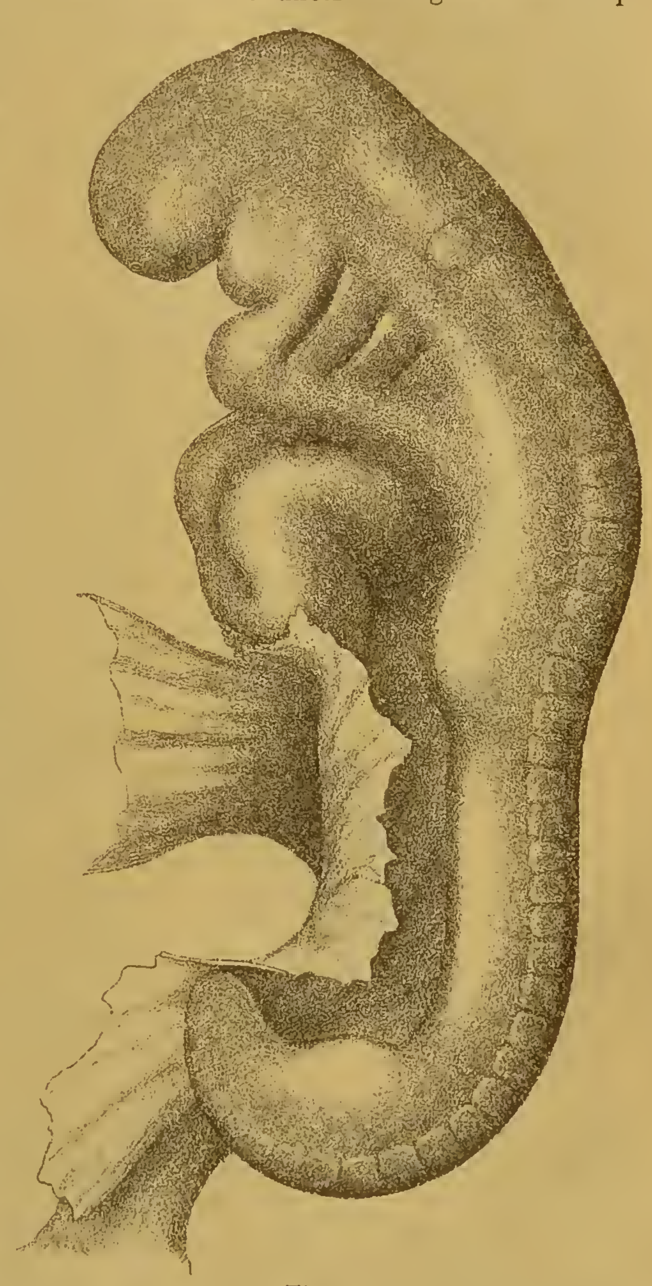


Fig. 1.
Menschl. Embryo von 4 mm Länge. (L r.) Vergr. 30.

Der Raum für die Weich- und Hartgebilde des Schädels muss grösstentheils erst dadurch geschaffen werden, dass sich die Epidermis und die Sinnesorgane vom Gehirn mehr oder minder weit abheben. In dem frei werdenden Raum treten zuerst embryonales Bindegewebe und Gefässe, weiterhin Muskeln und Nerven auf. Verhältnissmässig spät kommt es zur Bildung von Knorpel

und von Knochen und so erscheint schliesslich der feste Schädel als ein innerer Ausguss zwischen den zuvor vorhandenen Weichtheilen. Weit davon entfernt, die Gestalt derselben zu bestimmen, ist er selber in seiner Form durch sie bedingt. Als solch ein secundärer Ausguss fixirt er die räumlichen Beziehungen der ihm ein- und umgelagerten Theile, und seine Gestalt erlaubt es, wenn die Weichtheile längst verwittert sind, Rückschlüsse zu machen auf Form und Grösse des Gehirns, auf die Entwickelung der Musculatur und auf eine Reihe sonstiger bedeutsamer Verhältnisse.

Grundgestalt des embryonalen Wirbelthierkopfes.

So bedeutend im ausgebildeten Zustande die Unterschiede in der Kopfgestaltung der verschiedenen Wirbelthierformen sind, so sind die ersten Vorstufen doch wenig von einander verschieden. Mag der Kopf einem Fisch, Vogel oder Säugethier angehören, so zeigt er, gleich dem von ihm umschlossenen Gehirn, Anfangs stets eine gegebene, ziemlich einfache Grundform. Er gliedert sich in zwei Hauptabschnitte: den gerundeten Vorderkopf und den Hinterkopf. Ersterer überragt als frei hervortretender Stumpf den übrigen Körper; dem Hinterkopf aber ist ein Hohlraum angefügt, der das Herz umschliesst und den wir als primäre Brusthöhle bezeichnen können. Die Seitenwand des Hinterkopfes wird durch eine Anzahl schräger Furchen in einzelne, hintereinander liegende Streifen, die Kiemen- oder Schlundbogen gegliedert. (Figg. 1—4).

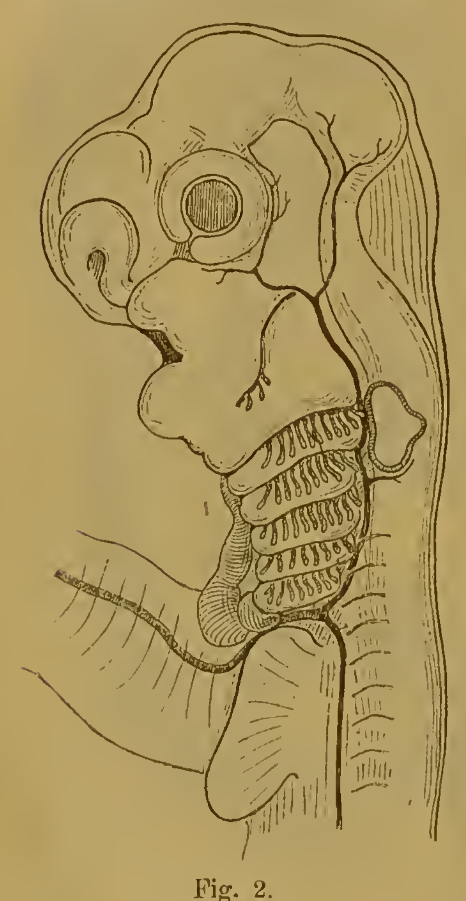


Fig. 2.
Kopf von Pristiurus. Vergr. 13·3.

Vorderkopf und Hinterkopf beschreiben zusammen einen dorsalwärts convexen Bogen. Das Gehirn als geschlossenes Rohr folgt der Convexität des Bogens, sein vorderes Ende läuft, etwas aufgetrieben und mehr oder minder abgerundet, im vornübergebogenen Theile des Vorderkopfes aus, und es bedingt an diesem eine wulstige Vortreibung, den Stirnwulst. Auf das Gehirnrohr folgt als axialer Strang die Rückensaite, und auf diese als zweites Rohr das Eingeweiderohr.

dessen Endabschnitt, als Vorderdarm, auf jüngeren Entwickelungsstufen im Vorderkopf blind ausläuft. (Fig. 5). Sein Ende wird vom Stirnwulst überragt. Wir bezeichnen den auf den Stirnwulst folgenden, das Ende des Vorderdarmes umschliessenden Abschnitt des Vorderkopfes als dessen Gesichtstheil. Seine Oberfläche ist hier zu einer flachen Bucht eingesunken, der Mundbucht, welche scheitelwärts vom Stirnwulst, brustwärts von den zwei Hälften des Unterkieferbogens und seitlich von zwei Längswülsten, den Oberkieferwülsten eingefasst wird. Den Grund der Mundbucht bildet eine dünne, zweiblätterige Haut, die Remak'sche Rachenhaut. Dieselbe bricht frühzeitig durch und nun erst führt der Mund in's

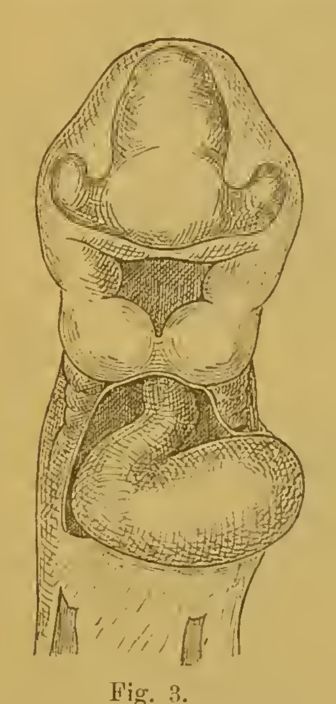


Fig. 3.
Menschlicher Embryo von 4 mm (Lr) von vorn. Constructionsbild. Vergr. 30.



Fig. 4.
Pristiuruskopf von vorn. Vergr. 13·3.

Innere des Eingeweiderohres hinein. Bei der Mehrzahl der Wirbelthierembryonen ist in früheren Perioden der Eingang zur Mundbucht, das primäre Maul, unverhältnissmässig gross, und es hat eine fünfeckige Gestalt, indem es mit scharf ausspringenden Ecken in fünf Rinnen ausläuft. Zwei obere Rinnen, die Augennasenrinnen, liegen zwischen dem Stirnwulst und den beiderseitigen Oberkieferwülsten, zwei andere zwischen den letzteren und den Seitenhälften des Unterkieferbogens, und die fünfte unpaare Rinne trennt die Unterkieferhälften von einander. (Figg. 3 und 4).

Morphologisch betrachtet, erscheint der Vorderkopf als das keilförmige Endstück der cylindrischen, in ihrer Gesammtheit ventralwärts gebogenen

Körperanlage. Seine frontale Fläche enthält in schräger Aufeinanderfolge die Enden des Hirnrohres und des Vorderdarmes, und als seine ventrale Kante erscheint der Rand des Unterkieferbogens. Es ist diese frontale oder Gesichtsfläche des Vorderkopfes, obwohl sie bauchwärts gekehrt erscheint, der Bauchfläche des übrigen Körpers morphologisch nicht gleichwerthig. Sie hat die Bedeutung einer zwischen die Rücken- und die Bauchfläche des Körpers eingeschobenen selbständigen Endfläche, oder eines natürlichen Querschnittes des Körpers.[1] Nur um weniges von der Endfläche getrennt, liegen dorsalwärts vom Eingeweiderohr das spitze Ende der Chorda, und ventralwärts davon die Kuppel der primären Brusthöhle mit dem Bulbusende des Herzens. Die vorwiegend ventralwärts gekehrte Richtung des Gesichts ist aber eine natürliche Folge von der ventralwärts gerichteten Axenkrümmung des gesammten Vorderkörpers. In ihrem Stirntheil umschliesst die Endfläche des Körpers die Anlagen von Geruchsorgan und Auge, deren Nerven schon die älteren Morphologen mit Recht aus der Reihe der „spinalen" ausgeschieden haben. Im Gesichtstheil des Vorderkopfes liegt vor der Endfläche des Eingeweiderohres die Mundbucht. Sie erscheint als gemein-

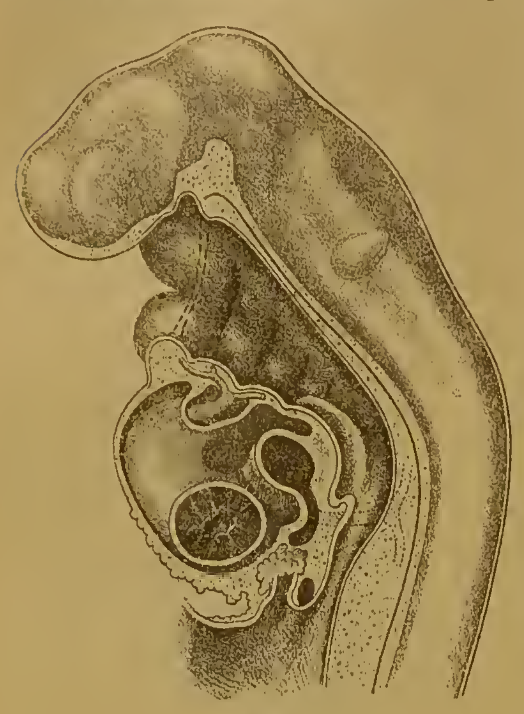


Fig. 5.

Menschlicher Embryo (αr). Construction des Medianschnittes. Vergr. 30. Die punctirte Linie bezeichnet den Ort der Rachenhaut, deren Insertion oben zwischen Rathke'scher und Seessel'scher Tasche, unten auf der Kante des Unterkiefers ausläuft.

[1] Ich komme etwas in Verlegenheit hinsichtlich einer Bezeichnung dieser vorderen Endfläche des Körpers und seiner einzelnen Röhrensysteme, des Gehirn- und des Eingeweiderohres. Wenn irgend eine Fläche das Recht hat Stirnfläche zu heissen, so ist es diese vordere Endfläche. Sie steht aber ursprünglich senkrecht zur Körperaxe und, laut der durch Henle eingeführten Terminologie, bezeichnen wir mit „frontal" eine Richtung parallel der Körperaxe. Daran lässt sich zur Zeit nichts ändern, allein es ist hervorzuheben, dass die Henle'sche Bezeichnungsweise im Widerspruch mit dem Gebrauch des täglichen Lebens steht. Wir sprechen von der Frontlinse eines Mikroskopes, von dem Stirnstück eines Apparates, vom Stirnholz u. s. w, womit wir in allen den Fällen eine Flächenrichtung senkrecht zur Axe im Auge haben. Vielleicht würde man mit dem Ausdruck „faciale Endfläche" auskommen, ich gestehe indessen. dass ich den Ausdruck „frontale Endfläche" nicht gern Preis gebe.

same Ausbuchtung zweier den Kopf quer durchschneidender Furchen. Die mehr dorsal liegende Furche umgreift mit ihrem medialen Theil die Endfläche des Gehirns und sie vertieft sich in der Folge zur Rathke'schen oder Hypophysentasche. Ihre Seitentheile sind die zwischen Stirnwulst und Oberkiefer einschneidenden Augennasenrinnen und deren lateralster Aus-



Fig. 6.
Profilansicht eines menschlichen Embryo, Profil bei welchem noch drei Schlundbogen sichtbar sind. Vergr. ca. 10.

läufer wird gemäss meiner älteren, in der Monographie der Hühnchenentwickelung (S. 138) gegebenen Darstellung zur Linsengrube. Die zweite Querspalte schneidet zwischen Ober- und Unterkieferbogen durch und sie wird zur eigentlichen Mundspalte.[1]

[1] Bekanntlich leitet Dohrn die Mundöffnung und die Hypophyse aus „Kiemenspalten“ ab. Die Darstellung trifft zu, so wie man das Wort „Kiemenspalten“ mit

Die Bildung des Halses und ihre Grundbedingungen.

Der gegebenen Darstellung zufolge reicht die primäre Brusthöhle bis zum Unterkiefer herauf in das Gebiet des Hinterkopfes herein. Es fehlt somit dem Embryo sämmtlicher Wirbelthierklassen jenes höhlenfreie, in der Regel etwas verjüngte Zwischenstück zwischen Kopf und Rumpf, das wir den Hals nennen. Für die Physiognomie des späteren Kopfes ist es nun vor Allem entscheidend, ob die Brusthöhle nebst dem Herzen dem Kopf verbunden bleibt, oder ob sich zwischen beide ein höhlenfreier Hals einschiebt. Bei niederen Wirbelthieren kommt es nicht zur Halsbildung, der

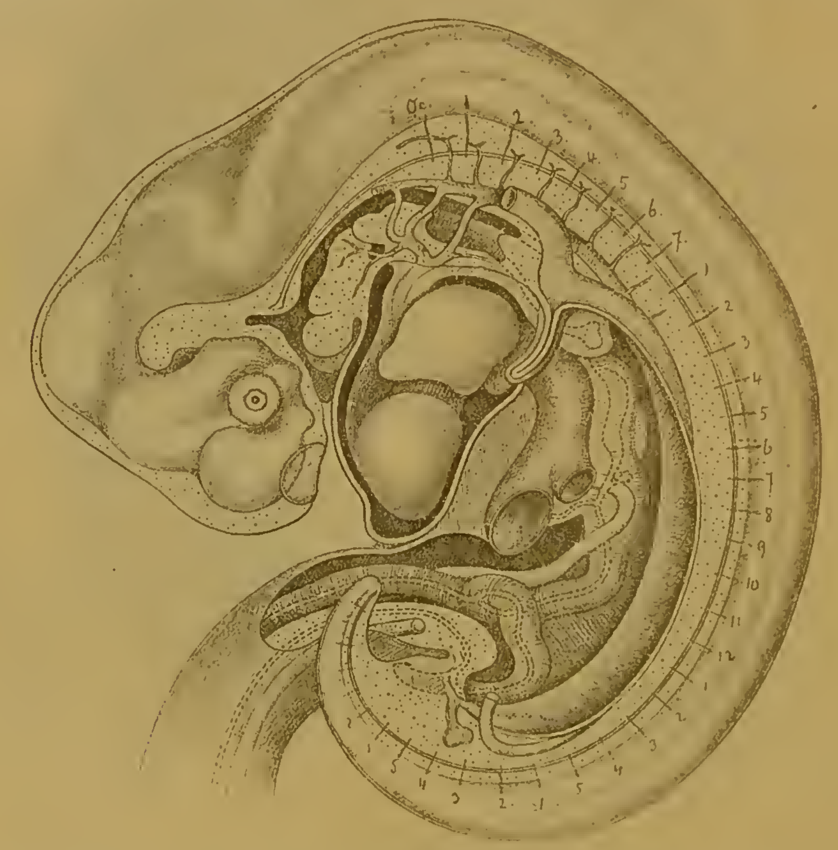


Fig. 7.

Anatomie des Embryo Pr. Constructionsbild. Vergr. ca. 10. (s. Anatomie menschlicher Embryonen. S. 259).

„Querspalte" ersetzt. Ob jede am Kopf auftretende Querspalte die Bedeutung einer ancestralen Kiemenspalte hat, das ist mit den vorhandenen Hilfsmitteln überhaupt nicht zu entscheiden und bleibt vorläufig eine Glaubenssache. Vom rein anatomischen Standpunkt aus sind medial und lateral gelegene Spalten und Spaltenabschnitte zu unterscheiden. Die oben besprochenen, der Endfläche des Körpers angehörigen zwei Furchen sind die einzigen, welche von einer Seite zur anderen durchschneiden, wogegen die eigentlichen Kiemenspalten nur der Seitenwand des Kopfes angehören. Medialwärts von diesen liegt am Hinterkopf die primäre Brusthöhle mit dem Herzen.

Kopf bleibt in breiter Verbindung mit dem Rumpf. So hat bei Fischen das Herz nebst den grossen Gefässstämmen die Lage, welche es bei höheren Wirbelthieren nur in frühem embryonalem Zustande einnimmt. Es liegt im einspringenden Winkel zwischen den Kiemenbogen und entsendet auf directem Wege seine Gefässe an dieselben. Bei Amphibien findet sich ein Hals kaum andeutungsweise. Das Herz liegt noch unweit vom Kopf, und

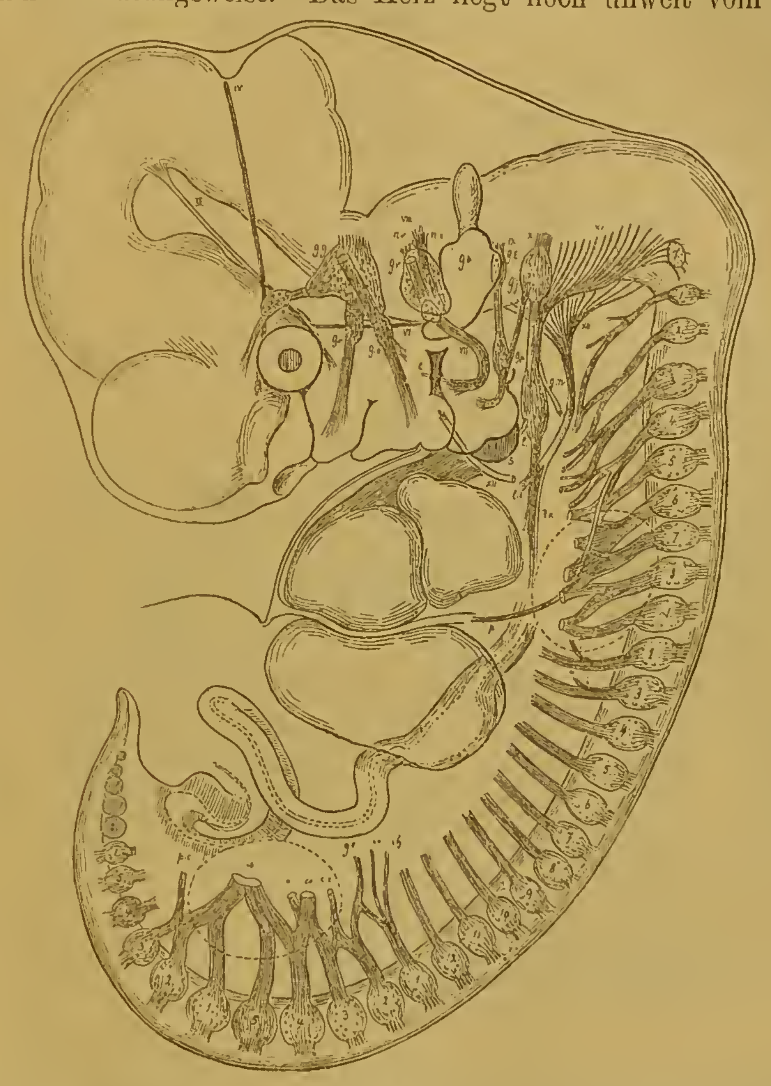


Fig. 8.
Peripherisches Nervensystem des Embryo Ko. 10·2 mm Länge. Vergr. ca. 10.

an der Wirbelsäule unterscheiden die vergleichenden Anatomen einen einzigen Halswirbel. Dagegen tritt von den Reptilien an nach aufwärts eine Scheidung des Kopfes vom Rumpf durch Einschiebung eines höhlenfreien Halses ein. Der Process der Halsbildung ist ein sehr eigenthümlicher und beim Versuch, denselben darzustellen, halte ich mich zunächst an den Menschen, dessen Entwickelungsgeschichte ich am genauesten kenne.

Bei allen amnioten Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren tritt von einem bestimmten Zeitpunkt der Entwickelung ab eine starke Vornüberbiegung des Kopfes ein. Sie combinirt sich im allgemeinen mit einer gleichzeitigen Hebung des Beckenendes, und so nimmt, in besonders auffälliger Weise beim Menschen, der Körper die Form einer C-förmigen Spange an. Die dorsale Grenze zwischen dem Kopf und dem zukünftigen Hals zeichnet sich am Profilbilde als eine zeitweise sehr scharfe Ausbiegung, als sogenannter Nackenhöcker. Indem der Kopf sich vorne überbiegt, wird das an seiner ventralen Seite gelegene Herz in den Winkel zwischen Kopf und Rumpf eingeklemmt. Schon durch den Process der

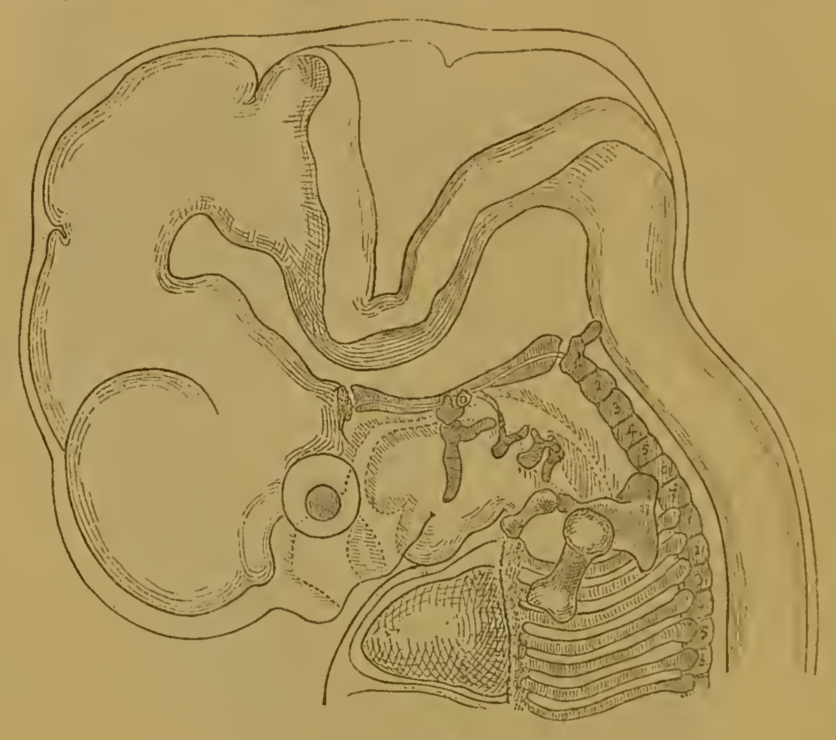


Fig. 9.
Anatomie eines menschlichen Embryo von 13·6 mm Länge. Constructionsbild. Vergr. 10.

Zusammenkrümmung wird die Stellung der Brusthöhle und des Herzens zur Wirbelsäule (bezw. zur Urwirbelsäule), eine andere, das Herz und die Brusthöhle, werden nunmehr von mehreren Urwirbeln überragt. In der Folge schiebt sich die Urwirbelsäule noch mehr in die Höhe, so dass schliesslich sieben bis acht Urwirbel über das Niveau der Brusthöhle zu liegen kommen. In dieser Zeit können wir unschwer das Gebiet des späteren Halses umschreiben. Derselbe bildet einen zwischen Kopf und Rumpf eingeschobenen Keil, dessen Kante nach vorne, in einer einspringenden Kehle, unter dem zweiten Schlundbogen, dem sogenannten Hyoidbogen aus-

läuft. Während der Zeit der Zusammenbiegung sind der vierte und der dritte Schlundbogenwulst in die Tiefe gerückt und vom hinteren Rande des Hyoidbogens überdeckt worden. Dieser tritt somit bis dicht an den Halskeil heran und schiebt sich noch eine Strecke weit über ihn hinweg,



Fig. 10.

Anatomie eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Länge. Constructionsbild. Vergr. ca. 10.

Diese Figur findet sich in einem früheren Aufsatz über das Rautenhirn mit versetzten Zahlenangaben (10 wöchentlich, 7fach vergrössert, anstatt 7 wöchentlich, 10fach vergrössert).

wobei sich die Spalten durch Verwachsung schliessen. Nur von der ersten Spalte erhält sich ein Theil als Ohröffnung, und aus den sie umgebenden Wülsten entsteht in der Folge die Ohrmuschel.

Nachdem die Vornüberbiegung des Kopfes ihr Maximum erreicht hat, wird dieselbe wieder rückgängig. Der Kopf hebt sich allmählich wieder in die Höhe, der Unterkieferbogen und der Hyoidbogen lösen sich aus ihrer Verbindung mit der Vorderwand der Brusthöhle, und das Herz bleibt in seiner Stellung vor dem Rumpf liegen. In eben dem Maasse, als der Kopf sich emporhebt, wird der Hals auch nach vorn freier, noch bleibt er indessen längere Zeit hindurch sehr niedrig und behält somit im Profil gesehen, seine charakteristische Keilform bei. Die Ausbildung einer vorderen Halswand vollzieht sich ziemlich langsam, auf Kosten der sich streckenden Nachbargebiete, besonders auf Kosten der ursprünglichen Brustwand. Ich kann hier auf die beifolgenden Constructionsbilder zweier menschlicher



Fig. 11.

Profil der Kopfanlage eines menschl. Embryo von ca. 4 mm (α). Das Gehirn und die Lichtung des Vorderdarmes sind einconstruirt. Vergr. 20.



Fig. 12.

Profil eines Embryo von $18^{1}/_{2}$ mm Normallänge. Gehirn und Mundrachenraum sind eingezeichnet. Vergr. 5.

Embryonen hinweisen. Bei dem einem (Fig. 9), läuft der vordere Halseinschnitt noch scharf aus, und die Submandibularfläche liegt der Brustwand unmittelbar an. Beim anderen (Fig. 10) hat sich das Kiefergebiet von der Brust abgelöst, und die zur Zeit noch niedrige vordere Halsfläche hebt sich nunmehr aus dem Endabschnitt der Brustwand empor. Dieselbe umfasst die Strecke zwischen dem oberen Rand des Sternums einerseits und dem Halseinschnitt andererseits. Vom Kehlkopf liegt erst der Ringknorpel in deren Bereich.

Charakteristisch ist schon für die frühesten Perioden embryonaler Halsbildung das Hervortreten eines Doppelkinns in der Profilansicht. Dies Doppelkinn erhält sich durch alle nachfolgenden Perioden hindurch, und es stellt die Unterfläche des Hyoidbogengebietes dar. Der Hals umfasst auf

früheren Entwicklungsstufen auch noch die Abgangsstelle der oberen Extremitäten. Es liegen beim sechswöchentlichen menschlichen Embryo (Fig. 9) der Oberarmkopf und beinahe das ganze Schulterblatt über der ersten Rippe, und das Letztere erreicht mit seinem oberen Rand die Höhe zwischen fünftem und sechstem Halswirbel.

Aus obiger Darstellung geht hervor, dass die spangenartige Vornüberbiegung des Kopfes gegen den Rumpf eine nothwendige Vorbedingung zur Halsbildung ist, und es wird verständlich, dass alle jene Wirbelthiere eines eigentlichen Halses entbehren, welche im embryonalen Zustande die Zusammenbiegung nicht durchgemacht haben.

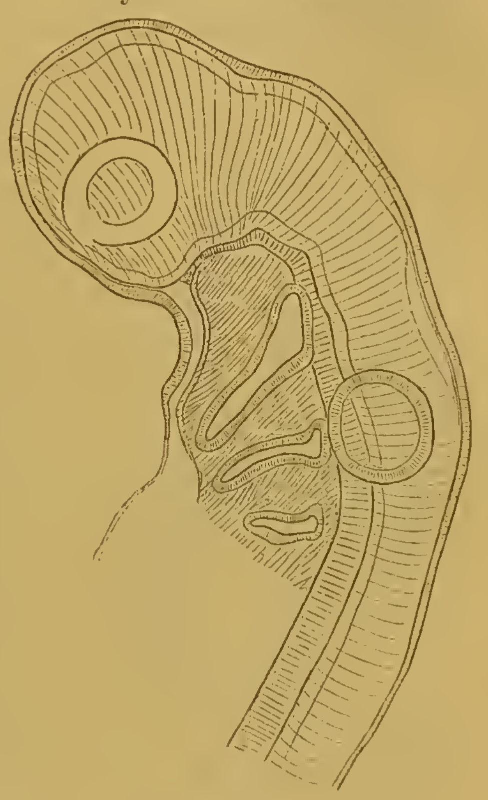


Fig. 13.
Kopf eines Pristiurusembryo von 3·7 mm Länge. Vergr. 50.

Gehirnschädel.

Nur mit wenigen Worten trete ich auf eine Besprechung des Gehirnschädels ein. Dieser erscheint auf jüngeren Entwickelungsstufen als eine das Gehirn nebst dem Gehörlabyrinth knapp umschliessende Kapsel. Das Labyrinth, Anfangs neben dem verlängerten Mark liegend, pflegt sich weiterhin in den einspringenden Winkel zwischen dem Rautenhirn und der Basis des Grosshirns einzudrängen, und es bedingt eine in der Regel nur wenig vorspringende Ausladung an der Schädelbasis.

Die Grundform des Gehirnes und somit auch des Schädels ist bei den jüngeren Embryonen höherer Wirbelthiere gestreckter, denn in der Folge, besonders gilt dies vom Rautenhirn. Durch die zunehmende Entwickelung der verschiedenen Axenkrümmungen, besonders der Brücken- und der Scheitelkrümmung, wird die Grundform des Gehirnes gedrungener und mehr gerundet. Als Beispiel gebe ich aus einer früheren Publication die Kopfdurchschnitte zweier menschlicher Embryonen verschiedenen Alters (Fig. 11. ca. $3^1/_2$ und Fig. 12, 7 Wochen).

Den Charakter einer knapp anliegenden Gehirnkapsel behält der Schädel bei zahlreichen höheren Wirbelthieren bei, am constantesten vielleicht in der Klasse der Vögel. Unter den Säugethieren sind es, neben dem Menschen, vor Allem die kleineren Säugethiere deren Gehirnschädel noch einfach veranlagt ist.

Der Gehirnschädel kann nun über seine einfache Form einer Kapsel nach verschiedenen Richtungen hinauswachsen. Es können sich an ihm gesonderte Aufsätze als Geweihe, Hornzapfen u. dgl. entwickeln, es können in seiner Wand Binnenräume entstehen, welche vom Gehirn unabhängig sind, und endlich kann sich an seiner Oberfläche ein System von Leisten, Vorsprüngen und Nebenknochen entwickeln, welche Muskeln zum Ansatz dienen. Bei Fischen pflegt schon die eigentliche Schädelhöhle geräumiger zu sein, als zur Aufnahme des Gehirns erforderlich ist, und der überschüssige Raum wird von Fett und von lockerem Bindegewebe eingenommen. Aehnliche Verhältnisse kehren bei höheren Wirbelthieren nur in beschränktem Maasse und wesentlich nur an der Schädelbasis wieder. Dagegen begegnen wir gerade bei grösseren Säugethieren und theilweise auch bei Vögeln luft- oder fettführenden Nebenräumen im Inneren von Schädelknochen, vor Allem des Stirnbeines. Es führen solche Bildungen zu mehr oder minder mächtigen Auftreibungen und charakteristischen Umgestaltungen der Schädeltheile.[1] Eine allgemeine Gesetzmässigkeit derartiger Vorkommnisse ist vorerst nicht zu erkennen, wogegen die grundlegenden Bedingungen zur Bildung von Muskelfortsätzen unschwer zu übersehen sind. Solche Fortsätze entstehen eben überall da, wo die einfache Gehirnkapsel für den Ansatz der Kau- und der Nackenmusculatur nicht ausreicht. Bei den grösseren Säugethieren treten solche Muskelfortsätze in der Form der bekannten Sagittal- und Querleisten am Scheitel und Hinterhaupt auf. Bei den gehirnarmen und muskelreichen Fischen dagegen erscheint die hintere Kopfhälfte mit zahlreichen Fortsätzen und Spitzen besetzt, welche sämmtlich zum Ansatz von Muskeln dienen. Hier erlaubt selbstverständlich die Aussenform des Schädels auch nicht annähernd Rückschlüsse auf die Gestalt des von ihm umschlossenen Gehirns.



Fig. 14.
Medianschnitt einer Froschlarve.
Vergr. 25.

[1] Man vergleiche hierzu die Durchschnitte durch Elephanten- und Giraffenschädel in Owen's *Compar. Anatomy.* Bd. II. S. 439 und 476, sowie in Flower's *Osteologie der Säugethiere* (deutsche Uebersetzung) S. 191. Flower's. Der Durchschnitt eines Tonkokopfes bei Owen, a. a. O. Bd. II. S. 131.

Erste Anlage des Gesichtsschädels, Riechgruben und Stirnfortsätze.

Der Gesichtsschädel umgreift den Mundrachenraum und von Sinnesorganen die Augen und die Nasenhöhlen. Seine embryologischen Elemente sind die drei Stirnfortsätze, die Oberkiefer- und die Unterkieferfortsätze. Am bedeutsamsten für die Geschichte der Physiognomie ist die Bildung der Stirnfortsätze. Sie bilden die Grundlagen jenes vortretenden Gesichtstheiles, den wir je nach der Thierspezies als Nase, Rüssel, Schnabel oder Schnauze bezeichnen. Als zusammenfassender Ausdruck passt wohl das Wort Schnauze am besten.

Auf der jugendlichen Entwickelungsstufe, von deren Betrachtung ich oben ausgegangen bin, zieht sich die Oberhautanlage wie eine Haube dicht über das Ende des Hirnrohres hinweg. Ich bezeichne diesen Ueberzug kurzweg als Stirnhaube. Da wo die Haube das Gehirn verlässt, setzt sie sich auf jungen Stufen direct in die Rachenhaut fort (Figg. 13 und 14). Die Endfläche des Gehirnrohres zerfällt ihrerseits, wie dies im vorigen Aufsatze gezeigt wurde, in einen Stirntheil im engeren Sinne und einen basilaren Grundtheil, welche beiden sich unter einem mehr oder minder stumpfen Winkel von einander absetzen. Auf der Grenze beider Abschnitte nehmen die Stiele der zwei Augenblasen ihren Anfang. Die beiden Abschnitte der Endfläche sind, gleich der ursprünglichen Abgangsstelle der Augenblasenstiele, an Wirbelthiergehirnen zeitlebens zu unterscheiden. Die quer gestellte Basilarleiste bezeichnet die ventrale Grenze der Endfläche des Gehirns. Dieselbe ist auch der Ort, vor welchem ursprünglich die Rachenhaut ihren Anfang nimmt. Bei weiter fortschreitender Entwickelung pflegt indessen die Stirnhaube die Basilarleiste zu umgreifen und es entsteht so eine vom oberen Theil der Mundbucht abgehende Tasche, die erste Anlage des Hirnanhanges. Bei Amphibienlarven findet sich die Abgangsstelle der Rachenhaut ungewöhnlich weit stirnwärts vorgeschoben (Fig. 14).

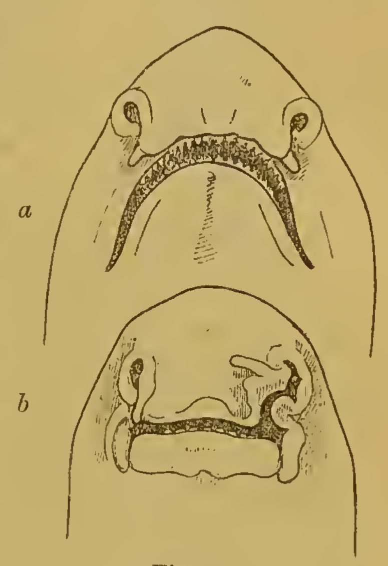


Fig. 15.
Schnauze von Scyllium canicula (*a*) und von Chiloscyllium punctatum (*b*) (nach J. Müller und Henle). Bei Fig. *b* ist auf der einen Seite die Nasenklappe zurückgeschlagen und der Einblick in die Nasengrube freigelegt.

Wenn nun das Gehirn weiter auswächst und insbesondere, wenn die an seinem Vorderende hervortretenden Grosshirnhemisphären sich empor-

wölben, so erfährt die Stirnhaube eine entsprechende Ausdehnung. Allein unabhängig davon zeigt sie ihr eigenes Flächenwachsthum und in Folge davon hebt sie sich vom Gehirne stellenweise ab und bildet eine blasenartige Falte, die Schnauzenfalte (Figg. 11, 18, 22 u. 23 des vorigen Aufsatzes). Die Abhebung der Stirnhaube vom Gehirn ist die Vorbedingung zur eigentlichen Schnauzenbildung. Hat sich einmal ein Zwischenraum zwischen der abgehobenen Oberhaut und dem Gehirn gebildet, so füllt er sich zunächst mit gallertiger Bindesubstanz an und später treten in ihm Knorpel und Muskeln auf.

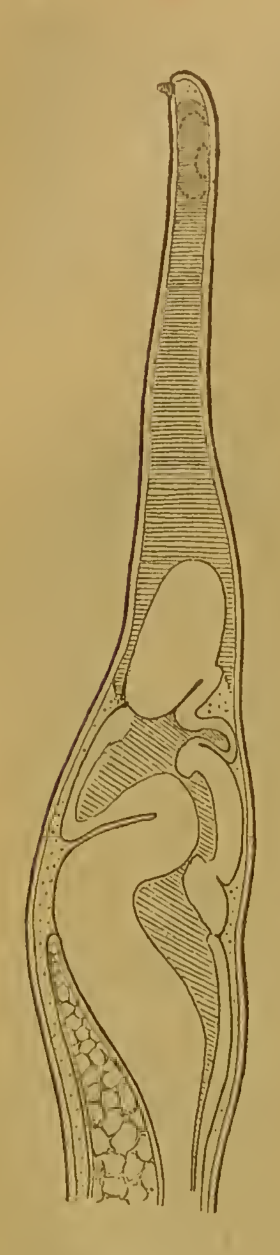


Fig. 16.
Kopfdurchschnitt einer Larve vom Lepidosteus von 1 Zoll Länge (nach K. Parker).

Jederseits von der Stirnhaube entstehen frühzeitig zwei flache Eindrücke, in deren Bereich die Oberhaut verdickt ist. Es sind dies die bei allen cranioten Wirbelthieren vorkommenden Riechfelder. Aus den Zellen der verdickten Felder entwickeln sich die Fasern der Riechnerven, welche, zu Bündeln sich ansammelnd, das Gehirn erreichen. Bei zunehmender Abhebung der Stirnhaube sinken die beiden Felder zu Gruben, den sog. Riechgruben ein, und sie werden nun von mehr oder minder gewulsteten Rändern umfasst. Durch die zwei Riechgruben zerfällt die Vorderfläche der Schnauzenfalte in drei Abschnitte, die man als mittleren und seitliche Stirnfortsätze zu bezeichnen pflegt. Von vorne gesehen, stellt sich der mittlere Stirnfortsatz als breiter viereckiger Lappen dar, der an seinem freien Ende in zwei seitliche Ausladungen sich verlängert, die seitlichen Stirnfortsätze dagegen sind dreieckige, nach abwärts sich zuschärfende Streifen. Seitlich von ihnen folgen die sehr viel mächtigeren Oberkieferfortsätze.

In wenig veränderter Form erhalten sich die Verhältnisse bei Selachiern; bei Rochen und Haien (Raja, Scyllium u. a) liegt nämlich zwischen beiden Nasenlöchern ein viereckiger Streifen, der an seinem freien Rande in zwei seitliche, zuweilen noch mit besonderen Anhängseln versehene Verlängerungen, die Nasenklappen ausläuft. Hebt man die Nasenklappen auf oder schneidet man sie ab, so kommt der ge-

sammte Zugang zu den nach auswärts sich öffnenden Nasengruben zur Anschauung (Fig. 15, *b*).[1]

Bei Knochenfischen sind zwar die Riechgruben nach vorne offene Blindsäcke, allein sie besitzen zwei übereinander liegende Oeffnungen. Dies ist dahin zu verstehen, dass die frei hervortretenden Seitenflügel des mittleren Stirnfortsatzes, die bei Selachiern als Nasenklappen unbefestigt geblieben waren, sich hier mit dem anstossenden Oberkiefer verbunden haben. Die ursprünglich einfache Oeffnung der Riechgrube ist durch die Verwachsungsbrücke in zwei getheilt worden. Bemerkenswerth ist dabei der Umstand, dass die untere, den primären Choanen höherer Wirbelthiere entsprechende Oeffnung über dem Lippenrand ausläuft, und dass sie hiedurch vom Mundrachenraum getrennt bleibt. Bei den Amphibien bildet die Verwachsungsbrücke zwischen dem mittleren Stirnfortsatz und dem Oberkiefer direct den Lippenrand.[2] Von den beiden durch die Brücke von einander geschiedenen Oeffnungen gehört nur noch die obere der Gesichtsfläche an, die untere ist als hintere Nasenöffnung oder als primitive Choane dem Mundrachenraum zugekehrt, in dessen vorderem Abschnitt sie ausläuft. Bei allen höheren Wirbelthieren findet dieselbe Verwachsung des mittleren Stirnfortsatzes mit dem Oberkieferfortsatz statt, und es scheiden sich dadurch eine Gesichts- und eine Mundrachenöffnung der Riechhöhlen.



Fig. 17.
Durchschnitt durch den Kopf des Rheinlachses (auf Grund der Zeichnungen von C. Bruch).

[1] Man vergleiche hiefür die Tafeln der „Systematischen Beschreibung der Plagiostomen“ von J. Müller und J. Henle. Berlin 1841.

[2] Gute Abbildungen des mittleren Stirnfortsatzes bei Batrachiern finden sich in Goette's *Entwickelungsgeschichte der Unke.* Taf. III.

Erstere bezeichnen wir nun einfach als Nasenloch, die letztere ist die primäre Choane.[1] Dursy, welcher in seiner Arbeit über die Entwickelungsgeschichte des Kopfes den Verwachsungsvorgang bei Säugethieren genauer studirt hat, hat für die Verwachsungsbrücke den Namen des primären Gaumens vorgeschlagen. Die Bezeichnung ist insoferne nicht eindeutig, als darunter häufig die vom Gehirnschädel gebildete Decke des ursprünglichen Mundrachenraumes verstanden wird, d. h. eine Fläche, die zum grösseren Theil hinter den primären Choanen liegt. Bei Amphibien kommt es nie zur Bildung eines definitiven Gaumens. Die Schädelbasis und der Boden der Augenhöhlen bilden die unmittelbare Decke des Mundrachenraumes. Auch liegt das Os palatinum der vergleichenden Anatomen ausschliesslich hinter der Choanenöffnung. Andeutungen einer Gaumenanlage findet man bei Batrachiern in Form einer die Decke des Mundraumes im Bogen umgreifenden und gegen dessen Lichtung vorspringenden scharfen Leiste.

Bei höheren Wirbelthieren bildet sich vom Seitentheile des Kiefergerüstes aus eine Querplatte, der eigentlichen Gaumen, durch welchen der obere Theil des Mundrachenraumes vom unteren geschieden wird. Ersterer bleibt in Verbindung mit den ursprünglichen Riechhöhlen, beide zusammen stellen nun das System der Nasenhöhlen dar. Soweit die primitive Riechhöhle durch die Ausbreitung des Riechnerven charakterisirt ist, pflegen wir sie in der Anatomie als Regio olfactoria der Regio respiratoria gegenüberzustellen. Letztere geht zum grossen Theil aus dem secundär hinzugefügten Raume hervor. Durch die Entwickelung des eigentlichen Gaumens bildet sich die definitive oder secundäre Choane aus, welche tiefer in den Mundrachenraum hineinreicht, als dies die primäre gethan hatte. Indem die Gaumenplatte auf eine kürzere oder längere Strecke hin den Rand der Regio olfactoria überschreitet und dem Sphenoidaltheil der Schädelbasis entlang läuft, entsteht jederseits ein die Nasenhöhle mit dem Rachen verbindender niedriger Gang, der Nasenrachengang der Anatomen.

Stellung und Umlagerung der Schnauzenfalte.

Die Schnauzenfalte bildet sich vor der Endfläche des Gehirnrohres und sie überbrückt ursprünglich sowohl den Grundtheil, als den Hemisphärentheil dieser Fläche. Die eine Strecke der Faltenbasis entspricht dem späteren sphenoidalen, die andere dem ethmoidalen Abschnitte des Schädelgrundes. Der hintere Rand der Schnauzenbasis wird ursprünglich von der Vorder-

[1] Bei Dipnoern sind beide Oeffnungen der Riechhöhle hinter der Oberlippe. Wiedersheim, *Grundriss der vergleichenden Anatomie*. 2. Aufl. S. 203.

wand der Rathke'schen Tasche gebildet (zu vergleichen die Figuren des vorigen Aufsatzes 13 und 14 Scyllium, 17 Frosch, 18 Axolotl, 19 Salamander, 22 Forelle, 28 Mensch, 32 Hühnchen). In der Folge kann sich die Falte mehr nach der einen oder der anderen Richtung hin verschieben. Am menschlichen Kopf z. B. entwickelt sie sich vorwiegend basilarwärts und sie verengt von oben her den weit angelegten Mundraum. Dies ist hier umsomehr den natürlichen Bedingungen entsprechend, als sich ja die Endabschnitte des Hemisphärenhirns, die vorderen und hinteren Riechlappen gleichfalls der Schädelbasis zuwenden. Auge und Nase liegen daher beim Menschen unterhalb der Hemisphären des Grosshirns. Dies Verhältniss verschiebt sich schon bei den Säugethieren, und zwar umsomehr, je spitzschnauziger sie sind. Dabei bleibt aber doch immer ein Theil der Schnauzenbasis, derjenige, in dem sich die Vomerflügel entwickeln oder die Pars sphenoidalis unter dem Boden des dritten Ventrikels, d. h. unter dem Grundtheile der Endfläche des Gehirns liegen, wogegen sich der ethmoidale Abschnitt steiler aufrichtet. Der Riechbulbus und die Riechhöhlen, zum Theile sogar die Augen kommen nun vor die Grosshirnhemisphären zu liegen.

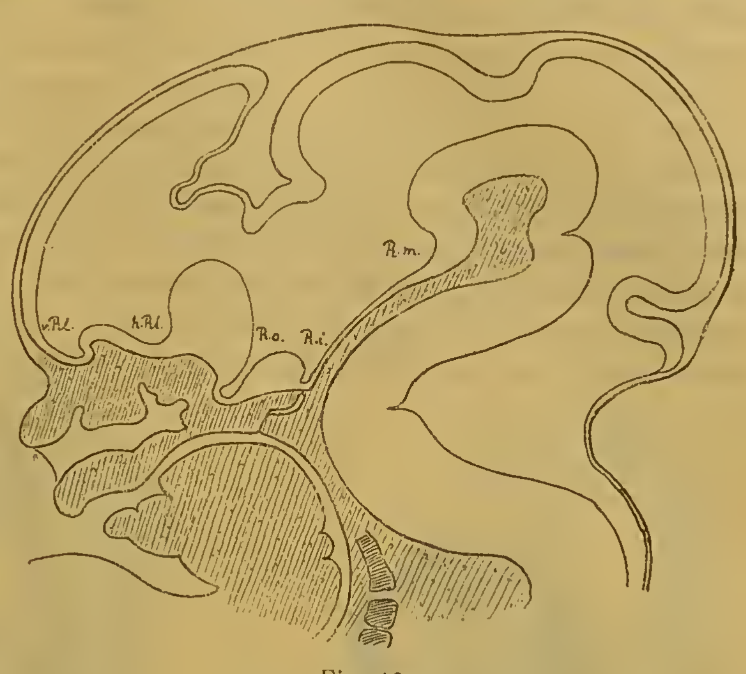


Fig. 18.
Kopf eines 7 wöchentlichen menschlichen Embryo (F. M.) Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle, v. Rl. h. Rl. vorderer und hinterer Riechlappen, R. o. R. i. Recessus opticus und Recessus infundibuli, R. m. Recessus mammillaris.



Fig. 19.
Isolirte Darstellung der Schnauzenanlage des vorigen Embryo. N. Nasenkante, L. Lippenkante, P. e. Pars ethmoidalis, P. s. Pars sphenoidalis der Schnauzenbasis, Bl. Basilarleiste, L. t. Lamina terminalis.

Viel weitergehende Verschiebungen der Schnauzenfalte erfolgen bei niederen Wirbelthieren. Auch bei den Amphibien und Fischen wurzelt die Schnauze anfangs über der gesammten Endfläche des Gehirnes und sie reicht nach rückwärts bis zum Bezirk der Basilarleiste (Figg. des vorigen Aufsatzes 17—19 für Frosch, Axolotl und Salamander, Fig. 22 für die Forelle, Fig 16 für Lepidosteus). Dann aber legt sich deren sphenoidale Strecke der Gehirnbasis, bez. der mittlerweile entstandenen knorpeligen Schädelbasis dichter an, und dafür erhebt sich die Hauptmasse der Schnauze mit ihrem Kamm scheitelwärts und bildet einen vor den Hemisphären liegenden Keil. Als concretes Beispiel können hier die Figuren vom Lepidosteus nach W. K. Parker dienen. Figg. 15 und 16 des vorigen Aufsatzes zeigen noch die breite und stumpf auslaufende, umstehende Fig. 16



Fig. 20.

Gesicht eines menschlichen Embryo von 8 mm Vorderlänge. Vergr. 10.



Fig. 21.

Gesicht eines menschlichen Embryo von 5 Wochen. Vergr. 6·6.

dagegen die schnabelartig zugespitzte Form der Schnauze. Die Basis der letzteren ist auf etwa ein Drittel ihrer ursprünglichen Ausdehnung herabgesetzt. Aehnliches ergiebt die Vergleichung der Figuren des vorigen Aufsatzes (Figg. 17 und 24 für den Frosch und Figg. 22 und 23 für die Forelle).

Zu der eben erörterten dorsalwärts gerichteten Verschiebung der Schnauzenfalte kommt aber noch als Weiteres hinzu, dass sich die ursprüngliche Faltenbasis erheblich erweitern und das Gebiet des Gehirns nach oben und nach den Seiten hin überschreiten kann. Schon die Fig. 23 zeigt für die junge Forelle ein Uebergreifen der Faltenbasis auf die obere Fläche der Hirnhemisphären. Vergleicht man aber damit den Medianschnitt eines erwachsenen Knochenfisches (Fig. 17 umstehend), so erkennt

man sofort, wie weit das Gehirn nach allen Richtungen hin von der Schnauzenbasis musste übergriffen werden, um die definitive Endform und die Unterbringung aller den Kopf und das Kiefergerüst bewegenden Muskeln zu ermöglichen.

Nasen- und Lippenbildung.

Die Grundform der Schnauze ist auf frühen Stufen die eines abgestutzten Kegels und, im Profil gesehen, bildet sie eine gebrochene Linie. An der abgestutzten Vorderfläche liegen die Nasenlöcher, darüber die Nasen-

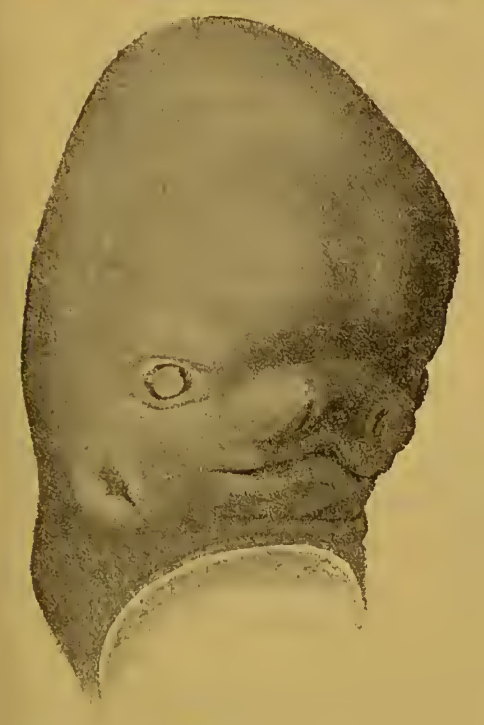


Fig. 22.
Menschlicher Embryo am Ende des 2. Monats. Vergr. 6·6.



Fig. 23.
Menschl. Embryo Anfangs des 3. Monats. Vergr. 6·6.

kante und die Rückenfläche der Schnauze, darunter die Lippenkante und die Mundfläche. Diese Verhältnisse treten bei Säugethier- und bei menschlichen Embryonen von 1—1½ cm Nl. deutlich zu Tage (Fig. 18 u. 19).

Zunächst gehe ich nochmals die Verhältnisse der Lippen- und der Nasenbildung beim Menschen durch. Hier bildet sich die Oberlippe, wie wir wissen, durch Verwachsung der Seitenflügel des mittleren Stirnfortsatzes (der Processus globulares) mit den zwei Oberkieferfortsätzen. Zu der Zeit, wo diese Verwachsung vor sich geht, stehen die beiden Nasenlöcher noch weit von einander entfernt. Das Gebiet über der Nasenkante

ist bis zum Beginn der Hemisphären hin convex vorgetrieben, das darunter liegende concav eingezogen, und ein breiter Einschnitt verläuft auch der Mundfläche des mittleren Stirnfortsatzes entlang bis zu der Stelle, wo er in die Schädelbasis übergeht (Figg. 20, 21 und 22). Die Oberfläche des mittleren Stirnfortsatzes zerfällt somit in einen als mediane Kante hervortretenden und einen als mediane Rinne sich vertiefenden Theil. Der als Kante hervortretende Theil wird zum Nasenrücken, der sich als Rinne vertiefende zur Nasenscheidewand und zur Oberlippe. An der Grenze beider liegt die Nasenspitze.

Im Verlaufe der weiteren Entwickelung wird nun der absolute Abstand beider Nasenlöcher geringer. Sie rücken nach der Mitte hin zusammen, und, während dies geschieht, treibt sich einerseits der Nasenrücken schärfer hervor und wird andererseits der Einschnitt an der unteren Fläche des mittleren Stirnfortsatzes tiefer. Schliesslich verbinden sich die Seitenwandungen der medianen Rinne. An der Oberlippe begegnen sich die beiden Kugelfortsätze in der Mittellinie und das Nasenseptum, zuerst aus zwei nebeneinanderliegenden Platten bestehend, verwächst zu einer einfachen Lamelle. Noch behält die Oberlippe eine Zeit lang einen tiefen mittleren Einschnitt, als dessen letzter Rest das Grübchen der Oberlippe oder das sog. Philtrum zurückbleibt (Fig. 23). Der Einschnitt in der Oberlippe besteht bis zu dem Zeitpunkt, wo der rothe Lippenrand auftritt. Dieser kommt in der Weise, dass sich von Innen her eine Schleimhautfalte über den bisherigen Lippenrand hervorwölbt und diesen bleibend überragt, indem sie mit ihm zu einem gemeinsamen Wulst sich verbindet.

Die Schnauze der Säugethiere erfährt dieselbe seitliche Zusammenschiebung, wie wir sie eben für die Nase des menschlichen Embryo kennen gelernt haben. Die Spur der bilateralen Verbindung der Lippen und der Nasenscheidewand erhält sich bei einer Mehrzahl von Säugethieren bleibend als eine mediane, vom Lippenrand bis zur Schnauzenspitze herauf reichende Spalte. Die Doggennase ist ein extremes Beispiel hiefür, aber anderweitige, kaum minder belehrende Beispiele geben uns zahlreiche Affen, Fledermäuse, Raubthiere, Nager, Wiederkäuer u. s. w.

Die seitliche Zusammenschiebung der Nasenlöcher und des mittleren Stirnfortsatzes kehrt auch bei der Entwickelung des Vogelschnabels und der Reptilienschnauze wieder. Auch bei der Entwickelung dieser Theile verknüpft sich eine jede schärfere Ausprägung ihrer dorsalen Kante mit einer entsprechenden Vertiefung ihrer dem Munde zugekehrten Oberfläche. — Bei der Schnauzenbildung niederer Wirbelthiere spielen seitliche Zusammenschiebungen des mittleren Stirnfortsatzes, falls sie überhaupt vorkommen, eine jedenfalls sehr untergeordnete Rolle. Auch erscheint hier das dem Fortsatz angehörige Pflugschaarbein breit oder geradezu doppelt angelegt.

Die Riechgruben liegen, wie wir sahen, ursprünglich am vorderen Ende des Schnauzenkegels, und ihre Ueberbrückung geschieht bei höheren Wirbelthieren derart, dass die Nasenlöcher der freien Gesichtsfläche, die primären Choanen aber dem Mundraum zugekehrt erscheinen. Bei den meisten Säugethieren bleiben die Nasenlöcher einfach nach vorne gerichtet, jedenfalls bewahren sie stets ihre typische Lage am vorderen Ende der Schnauze. Die Richtung nach vorne zeigen die Nasenlöcher vorübergehend auch beim menschlichen Embryo. Die späterhin untere Nasenfläche ist zu der Zeit sehr breit und beinahe kreisförmig umgrenzt, und sie lässt eine gewisse Aehnlichkeit mit der eines Schweinsrüssels nicht verkennen (Fig. 23). Je freier der Nasenrücken und die Nasenspitze über das übrige Gesicht hervortreten, um so mehr wenden sich die Nasenlöcher nach abwärts. Die aufgestülpte Nase, wie sie manche Menschen zur Schau tragen, ist somit ein embryonaler Charakter.

Mit dem Hervortreten einer selbständigen Nase bildet sich eine einspringende Furche, welche die untere Nasenfläche von der Oberlippe und vom Alveolargebiet des Kiefers trennt. Bei manchen Säugern ist diese Furche nur andeutungsweise vorhanden, bei anderen dagegen schärfer ausgeprägt. Hebt sich die Nase soweit vom Kiefergebiete ab, dass zwischen den Nasenlöchern und der Lippe ein längerer Abstand entsteht, so nimmt die hervortretende Nase den Charakter eines kürzeren oder längeren Conus an, und wir bezeichnen sie nun als Rüssel (Fig. 24 *b*). Beim Säugethierrüssel liegen, auch bei ausgeprägter Entwickelung, die Nasenlöcher stets am vorderen Ende des Fortsatzes.

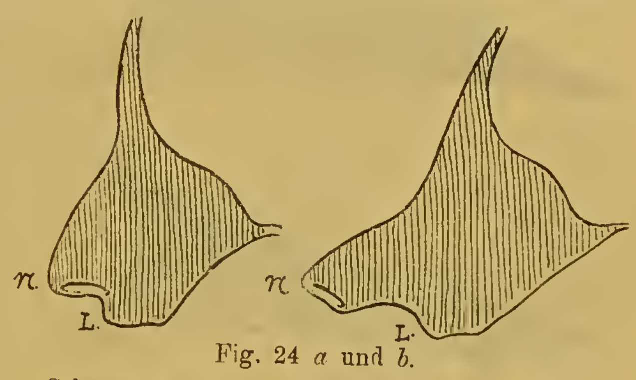


Fig. 24 *a* und *b*.
Schemata der Nasen- und der Rüsselbildung.

Nach abwärts gerichtete Nasenlöcher finden wir ausser beim Menschen (und allenfalls beim Nasenaffen), bei den Selachiern, wogegen bei Vögeln, Reptilien, Amphibien und Knochenfischen die Nasenlöcher nach aufwärts sich öffnen. In beiden Fällen können die Nasenlöcher vom freien Ende der Schnauze mehr oder weniger weit abstehen. Die Bedingung zur Abwärtsrichtung der Nasenlöcher ist natürlich die, dass sich die Nasenkante der Schnauzenfalte weiter vorschiebt als die Lippenkante, oder mit anderen Worten, dass die Rückenfläche derselben mehr in die Länge wächst als die Mundfläche. Das Umgekehrte führt zur Aufwärtsrichtung der Nasenlöcher. In dem einen Fall wird die die Nasenlöcher enthaltende Endfläche

zur unteren, im anderen zur oberen Fläche geschlagen und wird mit dieser mehr oder minder spurlos verschmolzen (Fig. 25 *a* und *b*). In Uebereinstimmung damit entspricht die Spitze des Vogelschnabels nicht der Schnauzen- oder Nasenspitze eines Säugethieres, sondern seinem Kiefer- und Lippenrand und sie wird demgemäss vom Os praemaxillare eingenommen. Der der Nasenspitze zu vergleichende Ort liegt beim Vogelschnabel in der Kante zwischen und über den Nasenlöchern. Aehnliches gilt von den Reptilien und von den Amphibien.

Weniger einfach gestaltet sich die Beurtheilung der Verhältnisse bei den Fischen. Der Oberlippe kommt bei den Säugethieren eine ganz bestimmte morphologische Stellung zu. Sie geht aus der Verbindung des freien Saumes des mittleren Stirnfortsatzes mit dem der Oberkieferfortsätze hervor. Im Randtheil des mittleren Stirnfortsatzes entstehen die Zwischenkiefer, und diese sowohl, wie die Lippen, liegen zwischen den Nasenlöchern und den primitiven Choanen. Bei Selachiern und bei Knochenfischen entspricht der als Oberlippe bezeichnete Theil den oben aufgestellten morphologischen Bedingungen nicht, und es bedarf die Deutung der Verhältnisse bei beiden Ordnungen einer gesonderten Prüfung.

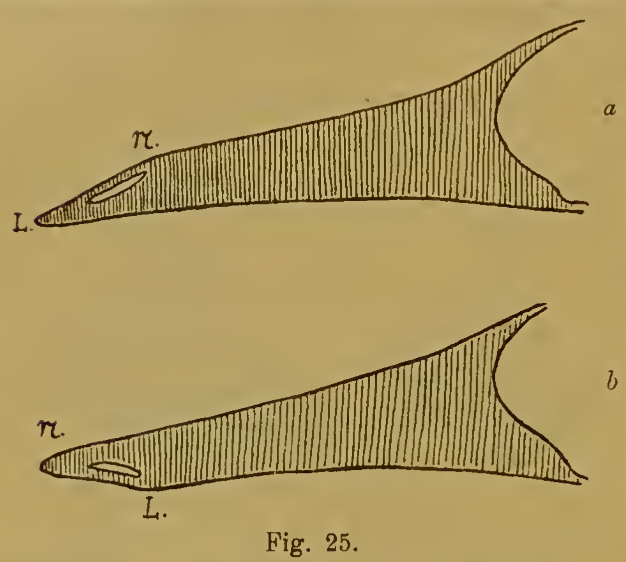


Fig. 25.

Schemata zur Schnauzenbildung, *a* mit aufwärts, *b* mit abwärts gerichteten Nasenlöchern.

Bei Selachiern erhält sich, wie oben (S. 398) hervorgehoben wurde, zwischen dem Eingang zu den beiden Riechgruben eine mit zwei seitlichen Ausläufern versehene Querfalte, die als freier Saum des mittleren Stirnfortsatzes zu deuten ist. Bedeckt von dieser Querfalte liegt der den Mund einfassende, als Oberlippe bezeichnete Wulst (Fig. 15). Das Innere des mittleren Stirnfortsatzes umschliesst ein Knorpelskelett, und zwar bildet sich nach K. Parker[1] zwischen den beiden Riechgruben als Fortsetzung der Trabeculae ein internasaler Knorpelstreifen, welcher nach vorn in einen unpaaren Sporn, das Rostrum und in zwei seitwärts sich wendende Bogenstücke die Cornua

[1] K. Parker, On the structure and development of the skull in sharks and skates. *Philos. Transactions* März 1878 und Parker u. Bettany, *Morphologie des Schädels*. Deutsche Uebersetzung. Stuttgart 1879.

ausläuft. Später kommen dazu einige isolirte Knorpelbogen als sogenannte Lippenknorpel, welche sich, gleich den Cornua, der Wand der Riechgruben anlegen. Die beiden Knorpelstreifen des Oberkieferfortsatzes (die Palatoquadratknorpel) treffen hinter dem Nasenskelett und unterhalb der Trabeculae in der Mittelebene zusammen, und sie bleiben von den Gebilden des Stirnfortsatzes durch einen von Bandmassen überbrückten Zwischenraum getrennt. Im Gegensatz zum Schädel höherer Wirbelthiere, unterbleibt am Selachierschädel die Einschiebung des mittleren Stirnfortsatzes in das Kiefergerüst und somit auch dessen Theilnahme an der Umgrenzung der Mundspalte.



Fig. 26.
Sagittalschnitt durch den Kopf eines Pristiurus seitlich von der Mittellinie. Der Schnitt zeigt die Riechgrube vom mittleren Stirnfortsatz (Stf.) überdeckt. Das Rostrum bildet sich im Bereich der überliegenden Kante. Der Ort der Lippenbildung liegt unterhalb der Riechgrube in dem Lw. bezeichneten Wulst.

Bei Knochenfischen stellt sich die Sache etwas anders. Zwar wächst auch hier der internasale Knorpel über die Riechgruben hinaus nach vorne, und bildet einen mehr oder minder ausgesprochenen Sporn. An den Knorpelsporn legen sich aber die beiden Oberkiefer seitlich an, und vor diesen bilden sich zwei dem Knorpel aufgelagerte Praemaxillarknochen. Es betheiligt sich also bei Knochenfischen der mittlere Stirnfortsatz direct an der Bildung des Mundrandes. Trotzdem liegen die Verhältnisse ganz anders, als bei höher stehenden Wirbelthieren, indem sich der Mundrand nicht zwischen die beiden Oeffnungen der Riechgrube einschiebt, sondern unterhalb derselben liegt. Dem primären Rand des mittleren Stirnfortsatzes, aus welchem wir bei jenen die Lippe ableiten, entspricht hier nicht der definitive Rand der Schnauze, sondern jene Substanzbrücke,

[1] C. Bruch, *Vergleichende Osteologie des Rheinlachses.* Taf. II—III.

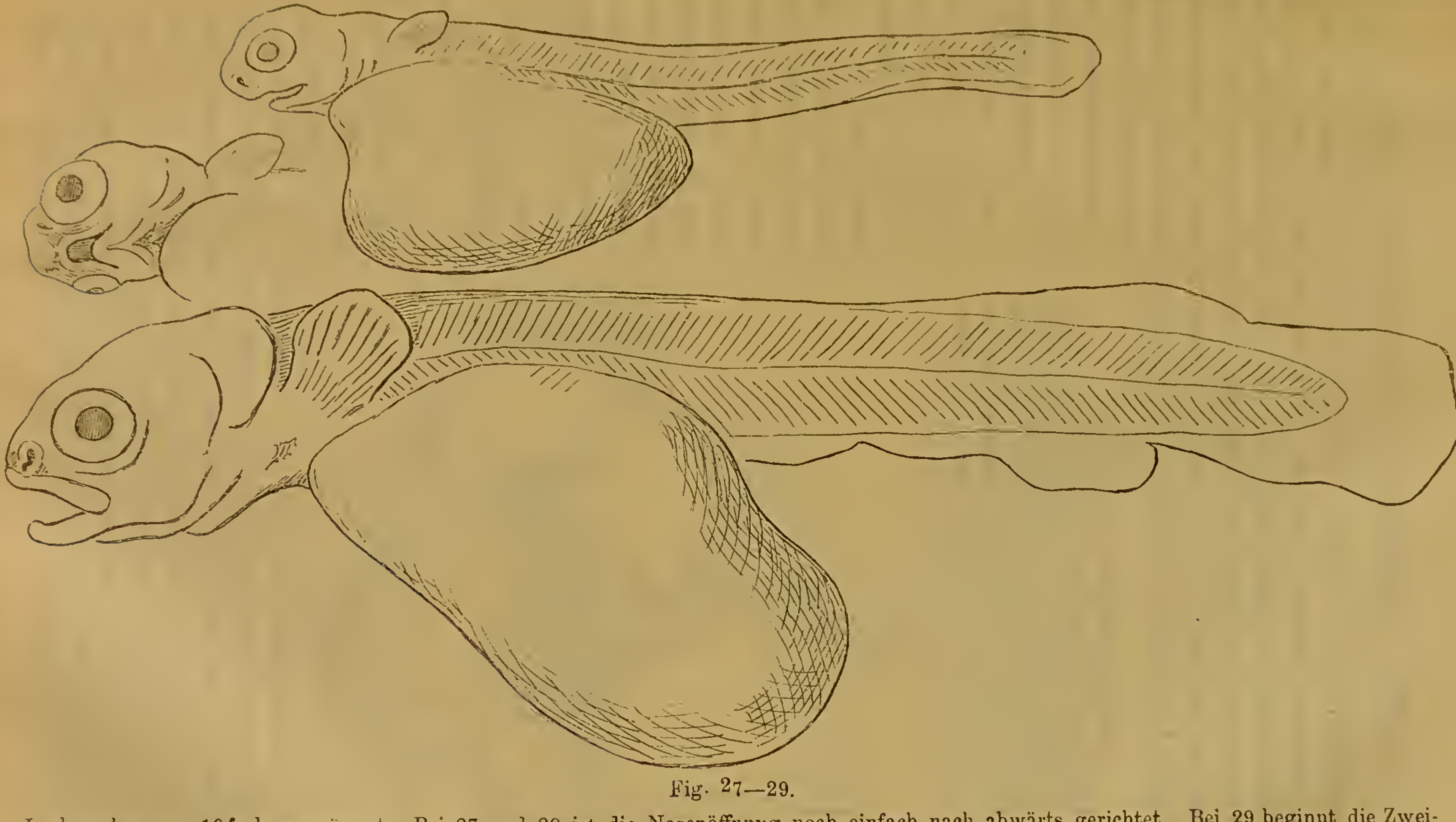


Fig. 27—29.

Lachsembryonen 10fach vergrössert. Bei 27 und 28 ist die Nasenöffnung noch einfach nach abwärts gerichtet. Bei 29 beginnt die Zweitheilung durch Hervorwachsen einer medialen und einer lateralen Zacke.

welche das untere vom oberen Nasenloch trennt. Der Schnauzenrand selber geht aus einem Theile der Gesammtanlage hervor, welche ursprünglich hinter dem Eingang der Riechgrube gelegen war und der nur secundär nach vorn sich vorgeschoben hat.

Die beiden Riechgruben öffnen sich auch beim Knochenfischembryo ursprünglich nach abwärts und etwas nach vorn. Beim Lachs- oder Forellenembryo von 5 mm Länge liegen die noch seichten, durch ihr verdicktes Epithel charakterisirten Gruben unter dem vorderen Ende des Gehirnes und den beiderseitigen Augenblasen (Fig. 30). Allmählich verschiebt sich die Oeffnung der Grube nach vorne und nach oben hin. Beim Fischchen von 12—14 mm ist sie noch von der Ventralseite her sichtbar (Fig. 27). Bei solchen von 20 mm liegt sie bereits an der oberen Seite der Schnauze, und jetzt vollzieht sich auch die Trennung der beiden Oeffnungen von einander. Der mediale über die Grube vorstehende Saum entsendet lateralwärts eine kleine Spitze, und dieser kommt eine vom lateralen Saume ausgehende Spitze entgegen. Die beiden Spitzen bleiben eine Weile von einander getrennt, ehe sie sich endgiltig mit einander verbinden (Fig. 29). Die mediale Spitze ist der seitlichen Ausladung am mittleren Stirnfortsatz höherer Wirbelthiere gleich zu setzen, während die laterale Spitze auf Rechnung des Oberkieferfortsatzes kommt. Noch bevor die beiden Riechgruben ihre Wanderung um die Schnauzenspitze herum ausführen, bei Embryonen von 8—12 mm Länge, laufen die beiden Oberkieferwülste in einen Verbindungsbogen aus, welcher, unter den Riechgruben liegend, den vorderen Zugang zum Mund bildet, und den wir als Subnasalwulst bezeichnen können Fig. 28). Derselbe liefert die Unterlage zur Lippenbildung, und frühzeitig tritt in ihm ein Knorpelstreifen auf, welcher nach rückwärts mit den Trabeculae zusammenhängt und den wir somit als Bestandtheil des mittleren Stirnfortsatzes zu deuten haben. Der eigentliche Lippensaum löst sich von den Kieferwülsten sowohl, als vom Subnasalwulst, in Form einer schmalen Leiste (Fig. 31). Diese Leiste kann sich in der Folge sehr selbständig gestalten, bei manchen Fischen entwickelt sie sich zu einem förmlichen Rohr, welches ein- und auswärts geschoben werden kann.

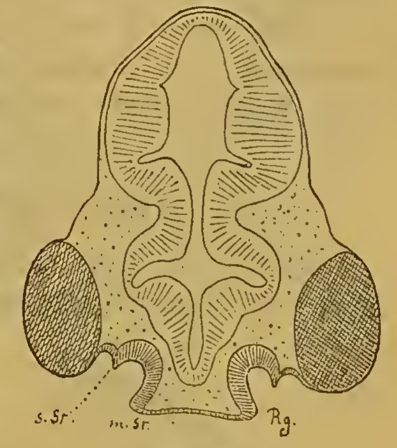


Fig. 30.
Querschnitt durch den Vorderkopf eines Lachsembryo von 7 mm Länge. Vergr. 35. Rg. Riechgrube, m. St. und s. St. mittlerer und seitlicher Stirnfortsatz.

Das Wort „Oberlippe“ können wir als topographische Bezeichnung des oberen Mundrandes nicht vermeiden, allein, wir müssen uns darüber

klar sein, dass dem Worte kein einheitlicher morphologischer Begriff entspricht. Wir kennen bis jetzt vier Formen von Oberlippen:

1) die Lippe der höheren Wirbelthiere und der Amphibien, welche durch Verschmelzung des mittleren Stirnfortsatzes mit den Oberkieferfortsätzen entsteht und die vor den primären Choanen liegt.

2) die Lippe der Knochenfische, an deren Bildung der mittlere Stirnfortsatz zwar Theil nimmt, aber deren Ort unterhalb der primären Choanen fällt.

3) die Oberlippe der Selachier, welche ohne Betheiligung des mittleren Stirnfortsatzes unterhalb der Riechgrube entsteht. Wenn wir die erste Form als „Gesichtslippe“ bezeichnen, so können wir die Formen 2 und 3 vielleicht „Gaumenlippen“ nennen.

Eine vierte Form ist die „Rachenlippe“, welche wir weiter unten bei Besprechung der Petromyzontenschnauze werden kennen lernen; sie hat ihren Ausgangspunkt hinter dem Eingang in die Rathke'sche Tasche.

Verhältniss der Riechgruben zum Gehirn.

Zu der Zeit ihres ersten Auftretens sind die Riechgruben vom Riechlappen des Gehirnes nur wenig entfernt, und die Olfactoriusfasern haben demnach nur einen kurzen Zwischenraum zu durchmessen. Es ist nun zu prüfen, auf welche Weise beim Hervorwachsen der Schnauze die Verbindung zwischen dem Grund der Riechgruben und dem Gehirn unterhalten wird.

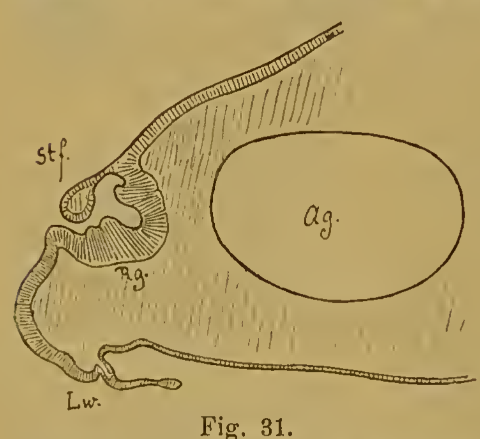


Fig. 31.

Sagittalschnitt durch den Kopf eines Forellenembryo von 20 mm Länge. Die sehr dickwandige Riechgrube sieht nach oben und wird vom mittleren Stirnfortsatz theilweise überdeckt, der sich an seinem unteren Ende verdickt.

Am einfachsten liegen die Dinge beim Menschen und bei den Säugethieren. Hier hält im Allgemeinen die Vertiefung der Riechgruben Schritt mit dem Auswachsen der Schnauze. Der Bulbus olfactorius des Riechlappens bleibt den Hemisphären anliegend, und eine dünne Knochenplatte schiebt sich zwischen ihn und den Grund der Regio olfactoria. Die beiden Augenhöhlen, so weit sie nicht an den Gehirnschädel anstossen, nehmen den Nasenraum, bezw. das Os ethmoidale zwischen sich und bleiben durch einen entsprechenden Abstand von einander getrennt.

Auch bei Vögeln erstreckt sich die Riechgrube noch tief in die

Schnauzenbasis hinein. Hier besteht indessen die Complication, dass sich die mächtigen Augäpfel bis beinahe zur Berührung entgegenrücken, sie lassen zwischen sich nur für eine dünne Scheidewand Raum übrig. Die Riechgrube hört im Allgemeinem vor den Augen auf, sie entsendet indessen an ihrem oberen Ende eine spitze Verlängerung, die das Auge noch auf kurze Strecken hin umgreift (Figg. 33 u. 34). Von der hinteren Seite her tritt der Bulbus olfactorius ein Stück weit entgegen, und der Zwischenraum zwischen Nasen- und Schädelhöhle wird vom Stamme des N. olfactorius durchmessen.

Wesentlich anders stellt sich schon die Sache bei Reptilien. Hier hört die Nasenhöhle vor der Augenhöhle auf, dafür wird die letztere in ihrer ganzen Ausdehnung von einer Fortsetzung der Schädelhöhle überragt (Figg. 35 und 36). Der Bulbus olfactorius liegt im vordersten Theile der Höhle in unmittelbarer Nähe des Grundes der Nasenhöhlen.

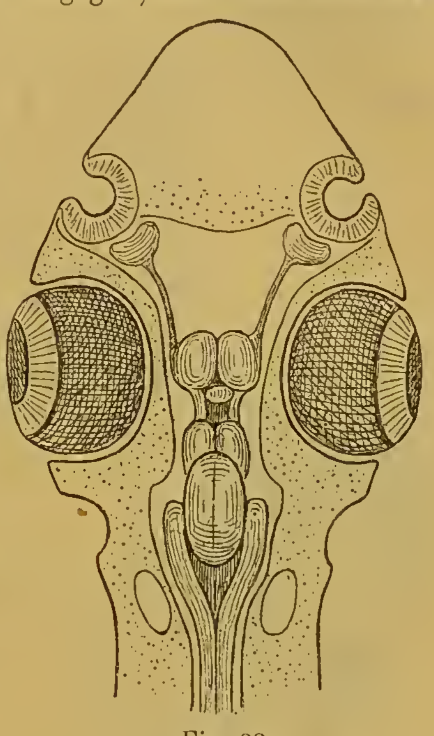


Fig. 32.
Kopf von Scyllium mit Gehirn, Augen und Nasenhöhlen.

Bei allen niederen Wirbelthieren bleibt die Ausdehnung der Riechgruben weit hinter derjenigen der Schnauze zurück. Bei Knochenfischen sowohl, als bei Selachiern wird die Verbindung zwischen Gehirn- und Riechschleimhaut dadurch unterhalten, dass sich der Riechbulbus vom übrigen Gehirne weit entfernt und in unmittelbarer Nähe von den Riechgruben verbleibt. Bei Amphibien dagegen liegt der Bulbus den Hemisphären an und der Zwischenraum zwischen ihm und dem Riechsack wird von dem Nervus olfactorius durchsetzt.[1]

Breitenausdehnung und Zuschärfung des Kopfes, Einfluss der Augäpfel auf die Kopfform.

Im vorigen Abschnitte sind wesentlich solche Eigenschaften des Schädels und der Schnauze betrachtet worden, welche sich in der Profilansicht

[1] Abbildungen für den Frosch bei Ecker, *Icones physiologicae*. Taf. XXIV.

beurtheilen lassen. Die Ansichten von oben und die von vorn lassen weitere Eigenthümlichkeiten erkennen. Als auffällige Formen treten uns die breiten Kopfgestalten der Selachier und diejenigen der Amphibien entgegen und sodann die keilförmig nach vorn auslaufenden der Vögel und vieler Reptilien. Bei Knochenfischen kommen Formen mit seitlicher Abplattung überwiegend häufig vor, im Uebrigen wechselt gerade bei der genannten Thiergruppe die Grundgestalt des Kopfes und des Körpers in reichlichem Maasse.

Bei diesen Verhältnissen spielt nun die Lage der Augen eine hervorragende Rolle. Ursprünglich liegen ja die Augenblasen neben dem Vorderhirn, von dem sie sich frühzeitig abschnüren. In der Folge können sie neben dem Gehirne liegen bleiben, oder sie können aus ihrer ursprünglichen Lage nach abwärts und nach vorn sich verschieben. Da nun auch die Grösse der Augen in ziemlichen Breiten wechselt, so sind damit eine Anzahl von Motiven gegeben zu verschiedenartiger Beeinflussung der Gesammtform.

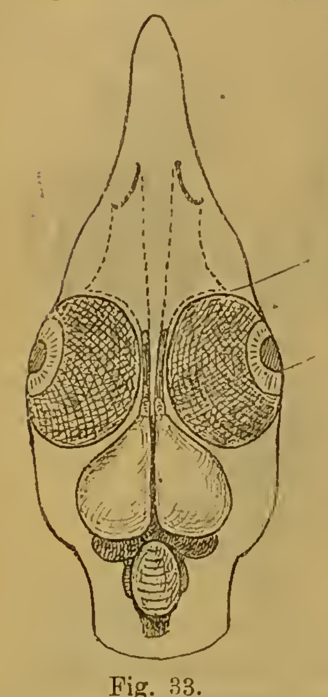


Fig. 33.
Kopf des Huhnes, obere Ansicht, mit eingezeichnetem Gehirn, Augen und Nasenhöhlen.

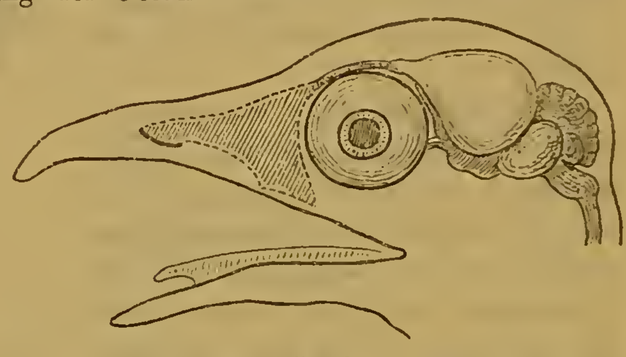


Fig. 34.
Kopf des Huhnes, Seitenansicht mit eingezeichneter Nasenhöhle, Auge und Gehirn. Die Nasenhöhle ist schräg schraffirt.

Bei den Selachiern und bei den Amphibien liegen die verhältnissmässig grossen Augen neben dem Gehirn, und dem entspricht die Breite der gesammten Kopfanlage. Als Beispiel eines Selachierkopfes wähle ich den von Scyllium canicula (Fig. 32). Die grossen Augen liegen neben den Hemisphären, da, wo diese am breitesten sind, und sie bedingen eine in der Vertikalnorm bestimmt hervortretende Ausladung; erst nach vorn davon beginnt die allmähliche Zuschärfung der Schnauze. Bei Rochen liegen die Dinge anders, insoferne als hier der scharfe Seitenrand des Körpers die Augen weit überragt. Die Augen sind somit auf der oberen Seite des breiten Kopfes gelegen. Es ist dies nicht ein primäres Verhalten, denn

bei Rochenembryonen bilden die Augen noch breite, seitliche Ausladungen, und erst durch das Uebergreifen der vom Rumpfe her sich ausbreitenden Brustflosse wird dies Verhältniss in endgültiger Weise umgeändert.

Auch bei den Amphibien liegen die Augen neben den Hemisphären. Ein Froschkopf, von oben gesehen, zeigt den Gesichtsschädel mit seiner riesigen Orbitae beiderseits weit über den Gehirnschädel hinausragend, und bekanntlich sind beim Frosche und bei seinen nächsten Verwandten die

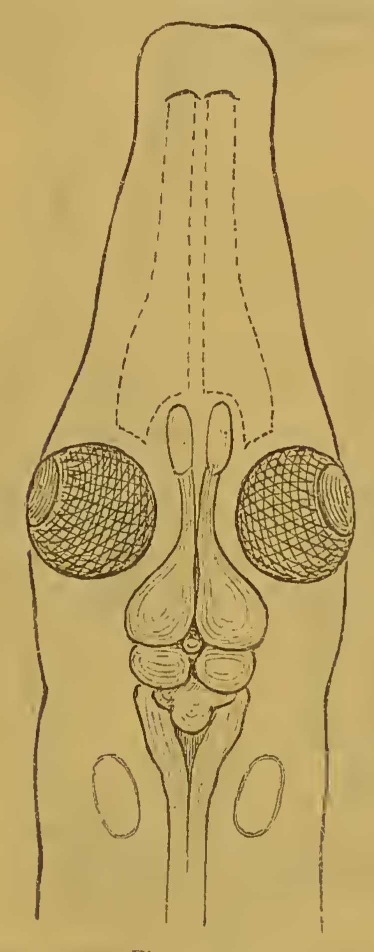


Fig. 35.
Kopf eines jungen Alligator mit Einzeichnung von Gehirn, Augen und Riechgruben.

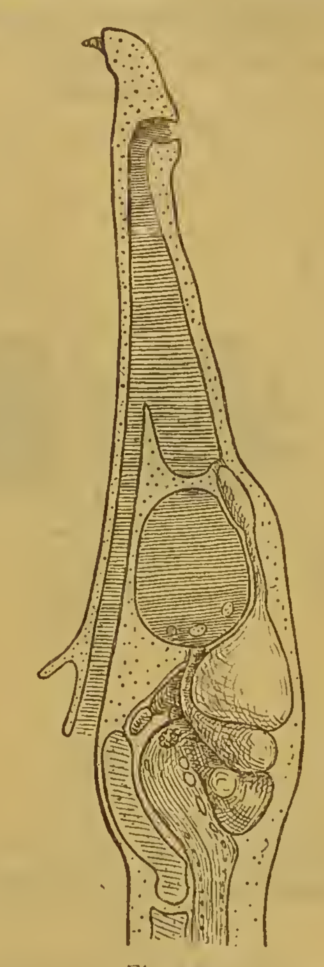


Fig. 36.
Derselbe im Profil. Die Nasenhöhle und der lange Nasenrachengang sind senkrecht schraffirt. Ebenso die Augenhöhle.

Augen so gross, dass sie nicht nur seitwärts, sondern sogar nach aufwärts über den Gehirnschädel hinausgehen. Indessen pflegt am Batrachierkopf eine Stelle noch breiter zu sein, als die der Augen. Es ist dies die durch die zwei schrägen Trommelfelle charakterisirte Gegend der Ohren. Während bei höheren Wirbelthieren der Einfluss des Gehörorganes auf die Gesammtform des Kopfes gering ist, weil dasselbe an Grösse hinter dem

Gehirn zurückzubleiben pflegt, so liegen die Dinge bei niederen Wirbelthieren anders, und es gewinnt hier das Gehörorgan eine selbstständig gestaltende Bedeutung.[1] Auf den Einfluss des seitlich vom Gehirne sich ausbreitenden Gehörorganes ist es wohl zu beziehen, wenn auch bei Thieren mit verkümmerten Augen, wie z. B. beim Olm, der Kopf nach der Breite sich ausdehnt.

Besonders zu erörtern ist der Einfluss der Augen auf die Kopfform da, wo dieselben über das eigentliche Gehirngebiet hinaus in die Basis der Schnauze eintreten. Solange die Augen neben dem breitesten Theile der

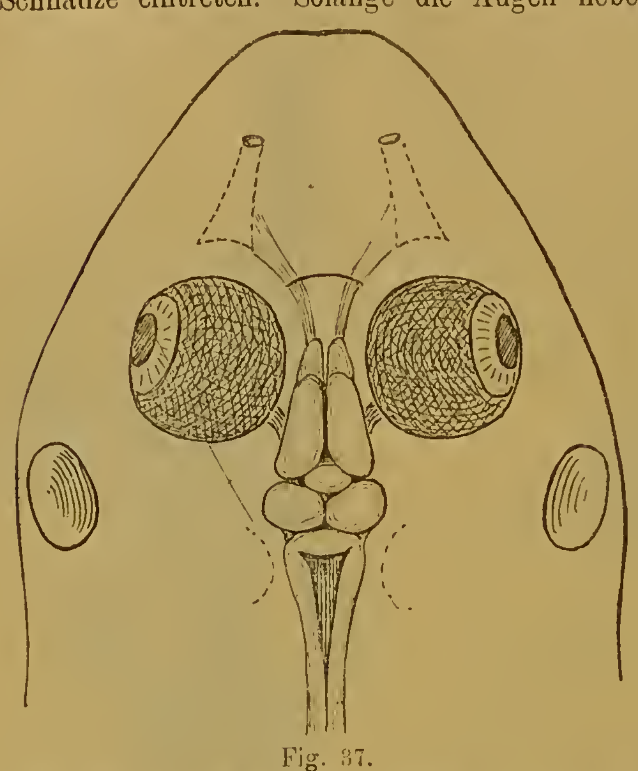


Fig. 37.

Kopf des Frosches mit Einzeichnung des Gehirns, der Trommelfelle, der Augen und der Nasenhöhlen (doppelte Grösse).

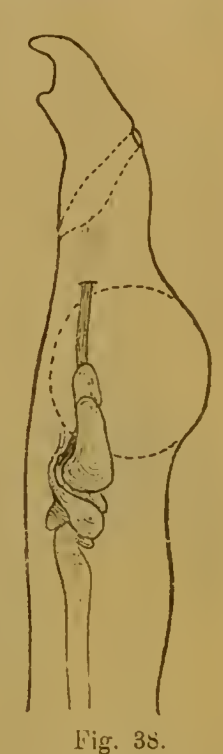


Fig. 38.

Dasselbe im Profil. Der Umfang des Auges ist punktirt angegeben.

Hemisphären liegen, werden sie die Form der Schnauzenbasis mittelbar dadurch bestimmen, dass sie dieselbe verbreitern. Mit ihrem Eintritte in die Wurzel der Schnauze verengern sie, je nach ihrer Grösse, den Raum für die seitliche Ausbreitung der Stirnfortsätze und zum Theile auch den für die Oberkieferfortsätze und sie zwingen diese Theile nach vorne auszuweichen.

[1] Parker in seiner *Morphologie des Schädels* bemerkt hierüber: „Die Ohrmassen sind im Verhältniss zum Schädel von bedeutenderer Grösse, und je weiter wir hinaufsteigen, desto mehr finden wir dieselben der sich vergrössernden Hirnkapsel untergeordnet und in ihren allgemeinen Umriss hineingezogen. (A. a. O. S. 314.)

Bei Säugethieren treten zwar die Augen aus dem Hemisphärenbereiche heraus, bei ihrer relativ geringen Grösse finden sie aber in der Basis der Schnauze hinreichenden Raum neben den Endabschnitten der beiden Riechgruben. Ganz anders verhalten sich die Dinge bei Vögeln und



Figg. 39 und 40.
Embryonen von Emys europaea und vom Alligator Sclerops. Copien nach Rathke.

bei Reptilien. Schon die Beziehungen der Augen zum Gehirn erscheinen hier sehr bemerkenswerth. Bei den Reptilien laufen die Hemisphären frontalwärts conisch zu und sie gehen in einen langen Riechlappen über, dessen Bulbus vor den Augäpfeln liegt. Die letzteren schieben sich somit zwischen den Riechbulbus und die Hemisphären ein, indem sie den er-

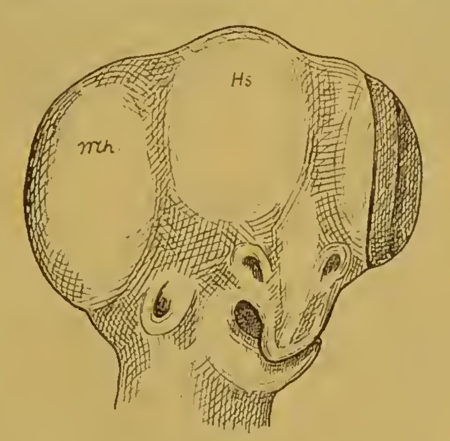


Fig. 41.
Kopf eines Hühnchens mit pathologischem Kreuzschnabel, bei einseitigem Defect des Auges, nach einem Modell von Prof. F. Hesse.

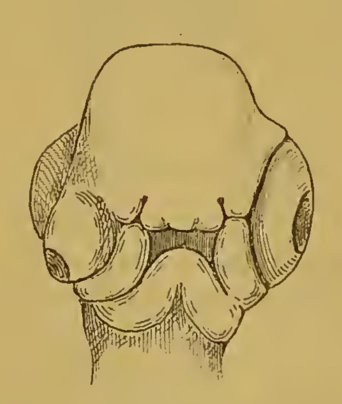
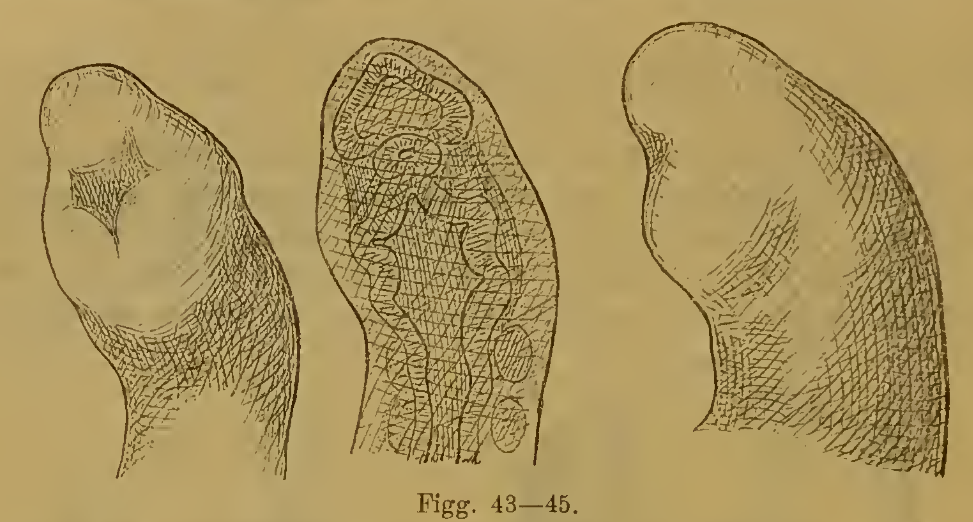


Fig. 42.
Hühnchenembryo mit einseitig verkümmertem Auge. Der mittlere Stirnfortsatz ist noch breit und symmetrisch.

steren von den letzteren abdrängen (Figg. 35 u. 36). Auch bei den Vögeln laufen die Stirnlappen der Hemisphären conisch aus, die Riechlappen sind aber kurz, und sie endigen neben der hinteren Hälfte der die Kopfbreite nahezu ausfüllenden Augäpfel (Figg. 33 u. 34).

Wie ich vor Jahren bereits dargethan habe,[1] so bestimmt beim Vogelembryo das Wachsthum der Augen die Hervortreibung des Schnabels. Der mittlere Stirnfortsatz ist auch beim Vogelembryo ursprünglich als breite, viereckige Platte angelegt, welche die Ebene der Augen nach vorne kaum überschreitet. Nun tritt aber in eben der Zeit, in der die Schnauzenfalte vom Gehirne stärker sich abzuheben beginnt, eine mächtige Vergrösserung der Augäpfel ein. Diese drücken auf die dazwischen liegenden Theile, und die Folge davon ist, dass die Nasenlöcher dichter zusammenrücken und der dazwischen liegende Substanzstreifen des mittleren Stirnfortsatzes in Form einer scharfen Leiste als nunmehrige Schnabelanlage hervortritt. Aehnlich wie bei den Vögeln, so treiben die mächtig anschwellenden Augen auch bei den Reptilien die von ihnen eingefassten Schnauzentheile schnabel-



Figg. 43—45.
Kopf eines Ammocoetesembryo von $1\frac{1}{2}$ mm Länge, von vorne, von der Seite und durchscheinend.

artig vor sich her. Zur Erläuterung hievon kann ich auf die Zeichnungen von Rathke über die Gesichtsentwickelung bei Schildkröten und beim Krokodile hinweisen (Figg. 39 u. 40).[2]

In interessanter Weise wird der Einfluss der Augäpfel auf die Schnabelbildung durch das pathologische Vorkommen von Kreuzschnäbeln bei Hühnerembryonen erläutert. Das Vorkommniss ist nicht allzu selten, und ich füge die Zeichnung eines solchen Falles bei, den vor Jahren mein damaliger Prosector Prof. Hesse nach der Natur modellirt hatte. In allen Fällen pathologischer Kreuzschnabelbildung ist das eine Auge in seiner Ent-

---

[1] *Briefe über die Körperform.* S. 204 und ff.

[2] Rathke, *Ueber die Entwickelung der Schildkröten.* Braunschweig 1848 und Derselbe, *Ueber die Entwickelung und dem Körperbau des Krokodils.* Braunschweig 1866.

wickelung zurückgeblieben. Der Druck der wachsenden Augäpfel auf die dazwischen liegenden Theile wirkt in solchen Fällen unsymmetrisch, und der Oberschnabel weicht nach der defecten Seite aus. Dabei stellt es sich heraus, dass die Asymmetrie der Augen früher vorhanden ist, als die des übrigen Gesichtes, denn man begegnet jüngeren Hühnerembryonen mit einseitig zurückgebliebenem Auge, bei welchen der mittlere Stirnfortsatz noch völlig symmetrisch gebaut erscheint (Fig. 42).

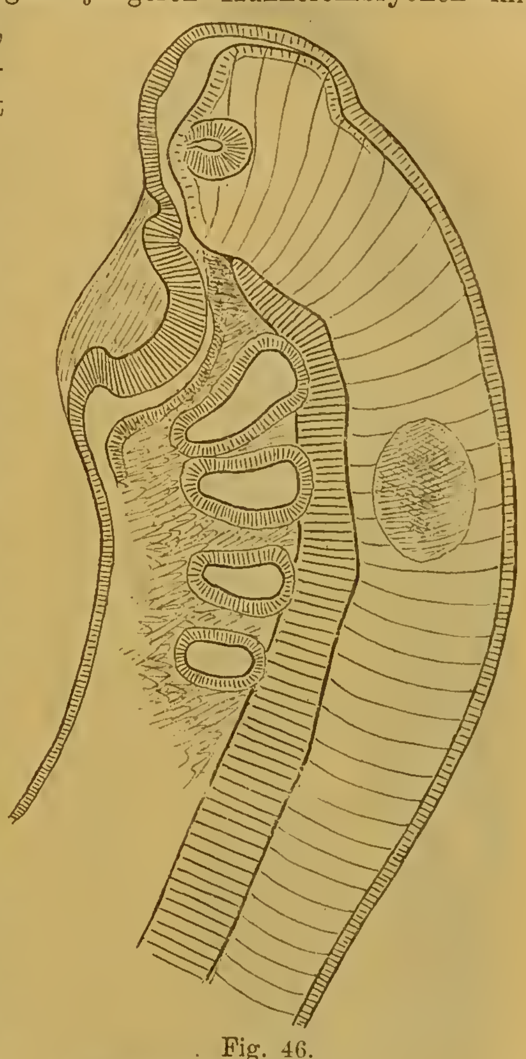


Fig. 46.
Ammocoeteslarve von 1·8 mm Länge.
Vergr. 133·3.

Ober- und Unterkieferfortsätze.

Nachdem ich die Verhältnisse der Schnauzenfalte ausführlicher besprochen habe, kann ich die Rolle der Oberkieferfortsätze bei der Gesichtsbildung kurz erledigen. Diese letzteren sind zwar als selbstständige, den Eingang zur Mundbucht seitlich umfassende Gebilde vorhanden, solange sich die Stirnhaube noch glatt über das Gehirnende hinwegzieht. Allein in eben dem Maasse, als sich die Schnauzenfalte ausbildet und mit ihrem freien Ende vom Gehirne entfernt, werden auch die Oberkieferfortsätze mit in deren Seitenwand einbezogen und gestreckt. Sie verhalten sich also wie eine seitliche Ergänzung der aus der ursprünglichen Stirnhaube hervorgegangenen Gebilde und übernehmen jene Strecke der oberen Mundbegrenzung, welche vom mittleren Stirnfortsatze frei gelassen wird. Bei gestreckter Schnauze werden daher die Oberkieferfortsätze und die aus ihnen hervorgehenden Theile in die Länge gezogen, bei kurzer Schnauze behalten sie gedrungenere Formen bei.

Auch die Form des Unterkieferbogens wird in frühen Perioden durch die Gestalt der übrigen Kopfbestandtheile mit bestimmt, später wird sie dann durch eine Reihe von weiteren Momenten, die Entwickelung des Herzens, des Kiemenapparats, der Kau- und der Zungenmusculatur beeinflusst, Verhältnisse, auf deren detaillirte Entwirrung ich hier nicht eintreten werde.

Ueber die morphologische Stellung des Schnauzenskelettes.

Der Ausgangspunkt der Schnauzenfalte liegt vor der vorderen Endfläche des Gehirnes. Wie diese in zwei Abschnitte zerfällt, einen durch den Riechlappen sich abschliessenden Hemisphärentheil und einen das Chiasma opticum enthaltenden Grundtheil, so gliedert sich auch die Basis der Schnauze in eine ethmoidale und eine sphenoidale Strecke. Aus der primären Schnauze gehen die Stirnfortsätze des embryonalen Gesichtes hervor. Die in ihrem Inneren entstehenden Skelettstücke pflegen wir bei unseren herkömmlichen Beschreibungen theils zum Gehirnschädel, theils zum Gesichtsschädel zu zählen. Zu ersterem rechnet man das Ethmoidale und das Sphenoidale, zu letzterem den Vomer, die Conchae inferiores oder Turbinalia, die Intermaxillaria, die Nasalia und die Lacrymalia. Die scharfe Trennung von Gehirnschädel und Gesichtsschädel ist ihrer Uebersichtlichkeit halber für den descriptiven Unterricht unentbehrlich, allein entwickelungsgeschichtlich genommen, ist sie eine künstliche, insoferne sie Zusammengehöriges scheidet. Der knorpelige Primordialschädel umschliesst neben dem Gehirn die drei höheren Sinnesorgane, theils vollständig sie einhüllend, theils einseitig sich ihnen anlegend. In Anknüpfung an dies Verhalten haben neuere Morphologen die Gruppirung der Kopfknochen auf entwickelungsgeschichtlicher Basis zu begründen versucht. So scheidet insbesondere Gegenbaur[1] in sehr klarer Weise die Knochen der Nasenregion als eine selbstständige Gruppe von denen der Kieferregion. Auch

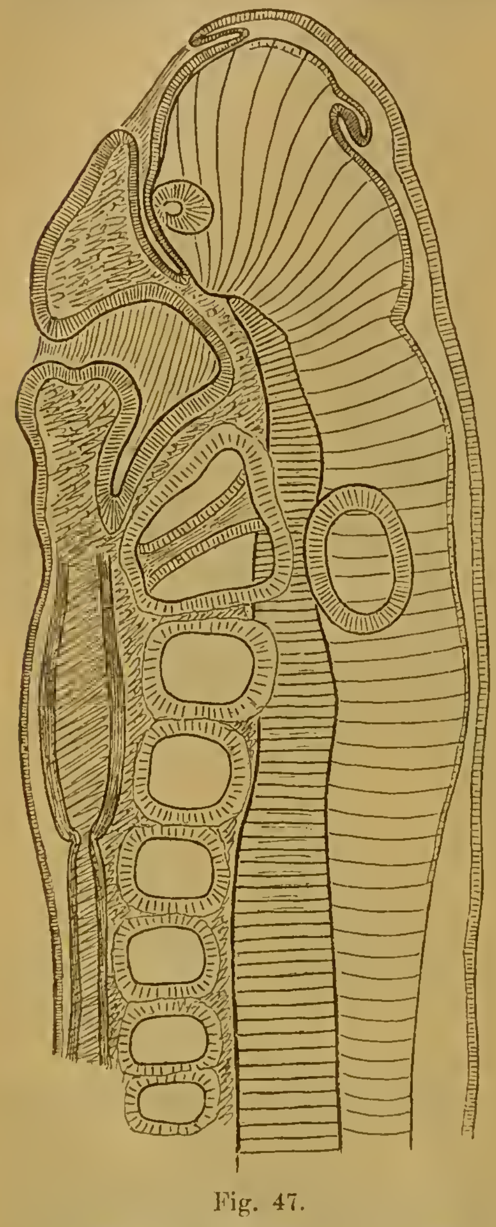


Fig. 47.
Ammocoeteslarve von 4 mm Länge.
Vergr. 133·3.

[1] Gegenbaur, *Anatomie des Menschen.* 5. Auflage. Leipzig 1892. S. 199.

Huxley führt die aus den Stirnfortsätzen hervorgehenden Knochen in gemeinsamer Rubrik auf, und er fasst einen Theil dieser Knochen (das Ethmoidale und die Nasalia) unter der Bezeichnung der präfrontalen zusammen.[1] Noch zweckmässiger scheint es mir, den Gesammtcomplex der aus der Schnauze, bezw. aus den Stirnfortsätzen entstehenden Knochen mit Einschluss des vorderen Keilbeines präcerebrale Knochen zu nennen. Mit dem visceralen Theile des Gesichtsskelettes haben diese präcerebralen Kopfknochen nichts gemein, sie entwickeln sich sämmtlich in einer frontalwärts vom ursprünglichen Gehirnrohre liegenden Verlängerung des Schädels, während das mit dem Kiefergerüste beginnende Visceralscelett ventralwärts vom Gehirnrohr entsteht.

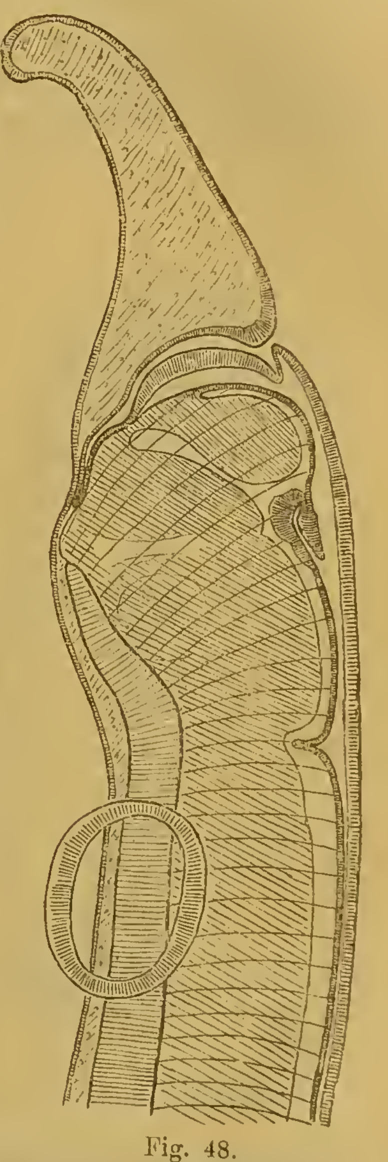


Fig. 48.
Kopf einer Ammocoeteslarve von 6 mm Länge.

Am Gehirnrohr entsteht das Auge im Endstück des Grundtheiles, und sein Stiel verlässt das Gehirn dicht an der Grenze zwischen Grundtheil und Hemisphärentheil (Fig. 1 des vorigen Aufsatzes). Dem entspricht die bleibende Einrichtung, dass der intracranielle Sehnerv zwar nahe am Siebbein, aber noch im Bereiche des Keilbeines verläuft, dass er die Schädelhöhle durch den kleinen Keilbeinflügel verlässt, und dass überhaupt das Keilbein an der Umschliessung der Augenhöhle einen wesentlichen Antheil nimmt. Zwischen dem Auge und der Riechgrube, in der Wurzel des seitlichen Stirnfortsatzes entwickelt sich zunächst die von K. Parker als Antorbitalfortsatz oder als Ethmoidalflügel bezeichnete Knorpelleiste, deren Ausdehnung und Stellung nach früher Gesagtem wesentlich davon abhängt, inwieweit sich das Auge nach vorne hin vorschiebt.

Die Einfügung des präcerebralen Skelettes zwischen die dorsalen Endstücke des ersten Visceralbogens ist ein secundärer Vorgang. Der Gesammtschädel bekommt durch diesen vorderen Anschluss des Visceralskelettes an das primordiale sein geschlossenes Gefüge. Wo der Anschluss ausbleibt,

[1] Huxley, *Anatomie der Wirbelthiere*. Deutsch von Ratzel. Breslau 1873. S. 19.

wie bei den Selachiern, da entwickelt sich der präcerebrale Theil des Primordialschädels selbstständig weiter und überragt als Rostrum das vordere Ende des Visceralskelettes.

Schnauzenbildung bei den Cyklostomen.

Bei Petromyzon und wohl auch bei dessen cyklostomen Verwandten geht die Schnauzenbildung in einer Weise vor sich, die von derjenigen anderer Wirbelthiere erheblich abweicht. Die erste Form des Gesichtes ist auch

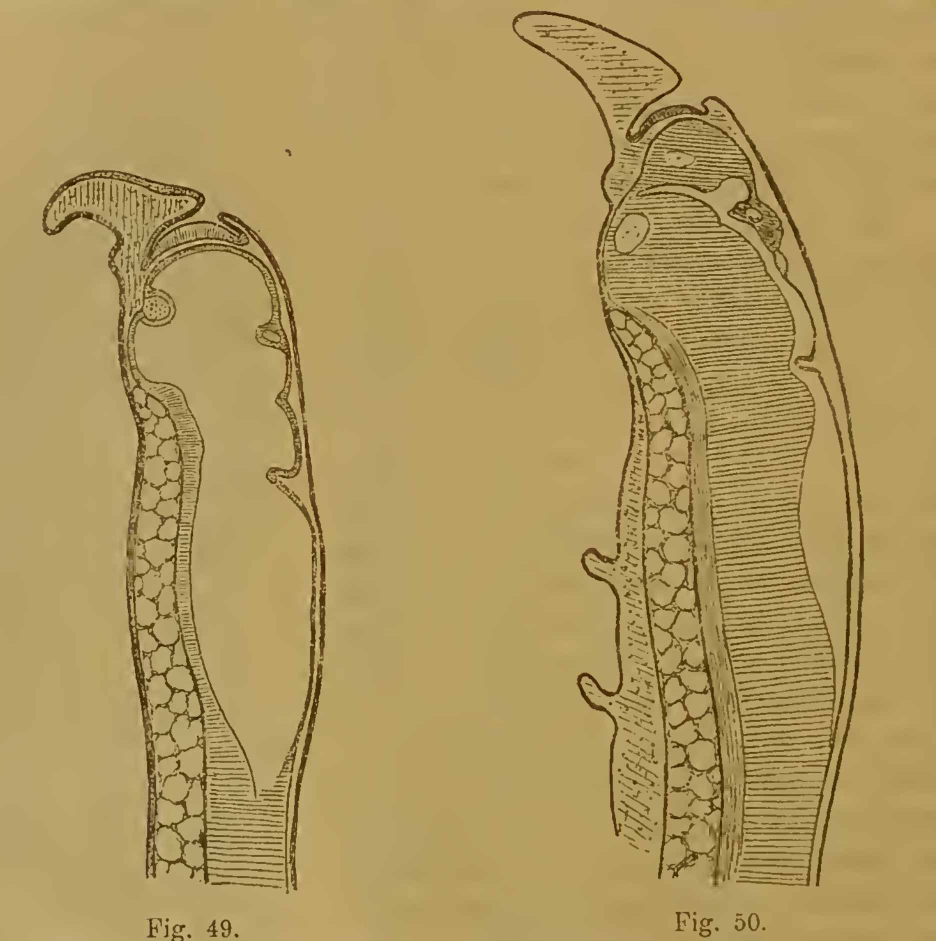


Fig. 49. Fig. 50.

Durchschnitte von Ammocoeteslarven mit Emporhebung der Schnauze. Vergr. 75.

bei Petromyzon die allgemein gegebene: ein rundlicher Stirnwulst überragt die fünfeckige, durch eine zweiblätterige Rachenhaut verschlossene Mundbucht. Seitlich wird die letztere von zwei Oberkieferwülsten, ventralwärts von den zwei dicken Seitenhälften des Unterkieferbogens eingefasst (Fig. 43—45). Während nun bei allen anderen Wirbelthieren die Schnauzenfalte aus der Stirnhaube hervorgeht, beginnt dieselbe bei den Neunaugen an der Wurzel der Rachenhaut (Fig. 46 umstehend und Fig. 25 des vorigen

Aufsatzes). Ihre Basis ist schmal, ihr freier Theil weitet sich aus, und im Längsschnitte gesehen, gewinnt die Falte die Form eines dreieckigen Keiles mit abwärts gewandten Kante. Dieser Keil hebt sich vor dem Stirnwulst allmählich in die Höhe und deckt diesen mehr und mehr zu, wobei ihm von oben her eine kleine Querfalte entgegenkommt. Vor dem ursprünglichen Stirnwulst erhält sich eine von oben her zugängliche tiefe Bucht, von welcher aus die Hypophysentasche ihren Anfang nimmt, und die bei Myxine secundär in den Rachenraum durchbricht. In betreff ihrer Lage entspricht die Hypophysentasche durchaus derjenigen anderer Wirbelthiere. Sie umgreift den Grundtheil der Endfläche des Gehirns und erstreckt sich bis zu der Basilarleiste des letzteren. Hier kommt ihr von Innen her die Seessel'sche Tasche entgegen;[1] da wo sie durchbricht, muss sie sich voraussichtlich in die Seessel'sche Tasche des Vorderdarms öffnen.

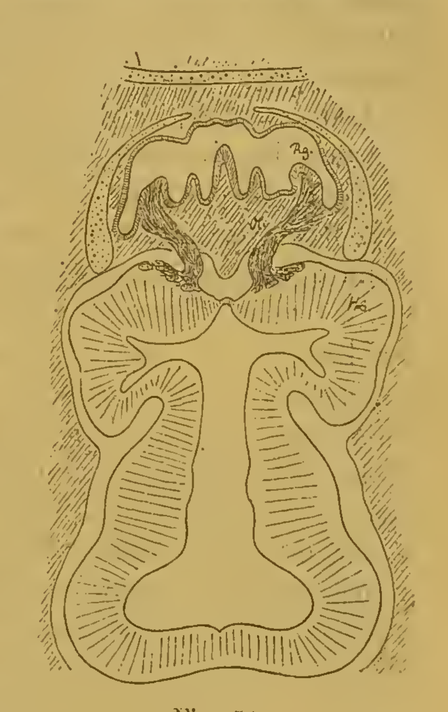


Fig. 51.
Hemisphären, Gesichtshöhle und Riechnerven von einem Ammocoetes von ca. 5 cm Länge. Frontalschnitt.

In der dem Gehirn-zugekehrten Wand der von oben her zugänglichen Bucht liegen die beiden Riechfelder. Die Zoologen bezeichnen die Bucht als Nasenhöhle und ihren Zugang als unpaares Nasenloch. Allein die Höhle hat mit den Nasenhöhlen anderer Wirbelthiere Nichts gemein. Sie entspricht, wenn wir sie z. B. mit unserer eigenen Organisation vergleichen wollen, einem Raum, der nach Vorlagerung einer aus dem Mund herauswachsenden Halbmaske zwischen dieser und dem Gesicht entstehen würde. Das unpaare Nasenloch ist bei diesem Vergleich die Spalte, die zwischen der Maske und der Stirne herabführt. Allerdings bleibt dieser Raum bei den Cyklostomen nach den Seiten hin nicht offen, sondern er wird von zwei, die emporgehobene Schnauze mit dem Stirnende des Kopfes verbindenden Platten eingeschlossen. Die epitheliale Innenfläche des Raumes legt sich in radiär gestellte Falten und ihre dem Gehirn zugekehrte Strecke wird durch eine

[1] Für die früheren Stufen der Ammocoetesentwickelung vergleiche man die Figg 5 und 25 des vorigen Aufsatzes. Eine sehr schöne Reihe von Abbildungen giebt A. Dohrn in seiner dritten Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierleibes (*Mitth. der zoologischen Station zu Neapel.* 1882. Taf. XVIII). Er bezeichnet (a. a. O. S. 176) den Wulst, den ich, allerdings uneigentlicherweise, Schnauzenfalte genannt habe, als

mediane Scheidewand in zwei Hälften getheilt. Die beiden Riechnerven weichen, wie sich aus Frontalschnitten ergiebt (Fig. 51), nach ihrem Austritte aus dem Gehirn divergirend aus einander und gehen in die getrennten Seitenbuchten der davor liegenden Höhle.[1] Diese Buchten sind die symmetrisch angelegten Riechgruben. Die davor liegende gemeinsame Höhle, deren Rückwand der Stirn- und der oberen Gesichtsfläche anderer Wirbelthiere gleich zu setzen ist, bezeichnet man wohl am besten als Gesichtshöhle.

Die Gesichtsbildung der Ganoiden bedarf eines besonderen Studiums und das vorhandene litterarische Material scheint mir zu deren entscheidender Besprechung noch nicht auszureichen. Nach der Darstellung Kupffer's[2] bildet sich die Saugscheibe bei Accipenser zwischen der Hypophysentasche und dem Mund. Andererseits zeigen die Abbildungen von Agassiz, von K. Parker und von Balfour und W. N. Parker die Schnauze bei Lepidosteusembryonen, wie bei anderen Wirbelthieren, der Endfläche des Gehirns angefügt, und die von diesen Beobachtern mitgetheilten Schnittbilder lassen keine Spur einer Gesichtshöhle erkennen. Wenn ich Kupffer richtig verstehe, so ist die Querspalte in Salensky's Fig. 4 [3] zwischen dem vorderen Fortsatz (Stf) und dem Vorderhirn (Hb^1), der Zugang zur Hypophysentasche, oder, allgemeiner ausgedrückt, zur Gesichtshöhle. Es wäre somit daran zu denken, dass die letztere frühzeitig und ohne Hinterlassung von Spuren verwächst. Allein damit ist wieder das Vorhandensein paariger, freiliegender Nasenlöcher nicht zu vereinbaren. Man sollte erwarten, an Sagittalschnitten früher Entwicklungsstufen über die Sache in's Klare zu kommen. Nun enthält die Monographie von Salensky (in den Verhandl. der Ges. von Kasan 1878) eine Anzahl von Sagittalschnitten von Sterletembryonen. Ueber die hier vorliegende Frage vermag ich aber denselben Nichts zu entnehmen.

Oberlippe. Mit der Oberlippe höherer Wirbelthiere stimmt jener Wulst in betreff seiner Entstehung natürlich nicht überein. Ich habe oben (S. 410) bereits darauf hingewiesen, das wir verschiedene Bildungsweisen der Oberlippe auseinander zu halten haben. Die Oberlippe der Petromyzonten ist dadurch besonders eigenthümlich, dass sie hinter der Rathke'schen Tasche aus der Rachenhaut hervorwächst. — Man vergl. auch die Abbildungen von Scott, *Morphologisches Jahrbuch.* VII. Taf. IX. Fig. 3 und von Balfour *Vergleichende Embryologie.* II. Figg. 42 und 43.

[1] Die divergirend aus dem Vorderhirn austretenden zwei Riechnerven zeichnet auch Gaskell „On the origin of Vertebrates." *Quaterly Journ. of Microsc. Science.* 1890 August. Vol. XXXI. Taf. XXV. Fig. 6. Die Nasengruben stellt er nicht mit dar. Dagegen giebt Edinger im ersten Heft seiner vergleichenden *Anatomie des Gehirnes.* Frankfurt 1888. Taf. II. Fig. 1 ein volles Uebersichtsbild der bezüglichen Verhältnisse.

[2] Kupffer. *Sitzungsber. d. Münchener biologischen Gesellschaft.* 1891. S. 112 ff.

[3] *Archives de Biologie.* Bd. II. Taf. 17. Fig. 27.

Ort des Neuroporus.

Wir können hier noch die Frage nach der Stelle prüfen, an welcher sich ursprünglich der Neuroporus oder der vordere Hirnnabel nach Aussen geöffnet hat. Die Gesammtausdehnung der Neuroporusspalte erstreckt sich, wie wir dies im vorigen Aufsatz sahen, bei allen cranioten Wirbelthieren vom Orte der Basilarleiste aus durch das Gebiet der späteren Recessus infundibuli, Chiasma, Recessus opticus und zwischen den Riechlappen durch, längs der lamina terminalis bis an deren dorsales Ende. Dies ist aber gerade das Gebiet, von dessen Vorderfläche aus in der Folge die Schnauzenfalte sich erhebt. Die Mittellinie des mittleren Stirnfortsatzes bezeichnet also im Allgemeinen die Strecke, längs deren das vordere Ende der Medullarplatte mit der Epidermis zusammengehangen hat. Bei den höheren Wirbelthieren, bei denen das Septum narium aus zwei Seitenhälften zusammenwächst wird der untere Theil dieser Nathstrecke ganz ins Innere der Schnauze eingeschlossen; bei niederen Wirbelthieren findet dies nicht, oder in geringem Maasse statt. Bei den Cyklostomen aber kommt die betreffende Nathlinie in's Innere der Gesichtshöhle zu liegen, bezw. auf den Kamm der medianen Leiste, welche die beiden Riechgruben von einander trennt.

Rückblick.

Es giebt eine Periode, in der die Köpfe der verschiedensten cranioten Wirbelthierembryonen einander sehr ähnlich sind. Es ist dies die Zeit, in welcher sich die Stirnhaut noch glatt über das stumpfe Ende des wenig gegliederten Gehirns hinwegspannt, und in der die Ober- und Unterkieferbogen als flache Wülste die blinde Mundbucht umfassen. Die nachfolgenden Differenzirungen, soweit sie nicht auf Veränderungen des Gehirns und seiner Kapsel sich beziehen, werden insbesondere bestimmt durch die Bildung einer vom vorderen Gehirnende sich abhebenden Epidermisfalte, der Schnauzenfalte, welche ihrerseits als die Trägerin der beiden Riechgruben erscheint. Die mannigfachen Varianten in Ausdehnung und Lagerungsweise der Schnauzenfalte bestimmen grossentheils den physionomischen Charakter der einzelnen Kopfformen. Die Entwicklung der Schnauze aber erweist sich wiederum abhängig von der Entwickelung der in ihren Bereich fallenden Sinnesorgane, der Riechhöhlen und besonders der Augäpfel.

Wie bei einer jeden organischen Entwickelung, so finden wir auch bei der Entwickelung des Gesichts ein festes örtliches und zeitliches Ineinandergreifen aller besonderen Vorgänge. Es können sich dabei Theile in ihrer Ausbildung beeinflussen, welche einander scheinbar nichts angehen.

Um die Tragweite derartiger Verhältnisse zu beurtheilen, braucht man nur an die bekannte und seit Cuvier vielfach erörterte physiologische Correlation der Theile zu denken: die besondere Form des Schnabels bei einer gegebenen Vogelspecies setzt eine bestimmte Ernährungsweise, diese hinwiederum eine bestimmte Organisation des Gehirns, der Muskulatur, des Gefäss- und des Eingeweideapparates voraus. Wenn nun die Form des Schnabels davon abhängt, wie gross in einem ganz besonderen Zeitpunkt der Entwickelung die Anlage des Auges gewesen ist, die Grösse dieser Anlage hinwiederum in innigster Beziehung zur Gesammtentwickelung des Gehirns gestanden hat, so ergiebt sich, dass nicht allein das reife Leben eines jeglichen Organismus auf einer verwickelten physiologischen Correlation aller seiner Theile beruht, sondern dass auch im Verlaufe seiner Entstehungsgeschichte zahllose entwicklungsgeschichtliche Correlationen nothwendig gewesen sind, ohne deren gesetzmässiges Ineinandergreifen der Organismus sich überhaupt gar nicht zu einem lebensfähigen hätte ausbilden können.
